ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 71
8
АВГУСТ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 71 (1986) № 8

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. Н. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. Д. Адейкина* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 7.05.86. Подписано к печати 11.08.86. М-18827. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.
Усл. кр.-отт. 14.53. Уч.-изд. л. 16.56. Тираж 2209. Тип. зак. 414.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Ленинградское отделение. 199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.4 : 581.331.2

Е. М. Аветисян

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВ *CAMPANULACEAE, SPHENOCLEACEAE* И *PENTAPHRAGMATACEAE*

E. M. AVETISJAN. PALYNOMORPHOLOGY OF THE FAMILIES *CAMPANULACEAE, SPHENOCLEACEAE* AND *PENTAPHRAGMATACEAE*

Приведены результаты изучения пыльцы 32 видов из 28 родов семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Имеющиеся сведения о пыльце представителей этих семейств дополнены новыми данными. В пределах трех палиногрупп установлены 9 типов и 3 подтипа. Выделены 3 возможных пути возникновения основных поровых типов пыльцы.

Настоящая работа была предпринята с целью дополнить имеющиеся палинологические исследования по сем. *Campanulaceae* s. l. сведениями о не изученных ранее видах, а также скорректировать полученные при помощи светового микроскопа картины (Аветисян, 1967) с данными по ультраструктуре.

Для исследования использовали пыльцу гербарных образцов из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН АрмССР (ERE).

Для изучения с помощью сканирующего электронного микроскопа была отобрана пыльца 32 видов из 28 родов, из которых пыльца 21 вида из 12 родов изучена впервые.

Подготовку пыльцы к съемке с использованием сканирующих электронных микроскопов (CWIKSCAN-100 и JSM-35) производили методом напыления золотом. Микрографии сделаны в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Пыльцевые зерна представителей изученных трех семейств по типу апертур разделяются на 3 палиногруппы (см. таблицу).

Палиногруппа I. Пыльцевые зерна бороздные.

Тип Cyananthus (роды *Cyananthus*, *Codonopsis*, *Leptocodon*).

Пыльцевые зерна 6—10-(*Cyananthus*, *Codonopsis*) или 7—9- (*Leptocodon*) бороздные, слабо сплющенно-сфероидальные, с полюса более или менее угловато-округлые или округлые; полярная ось 26.0—34.0, экваториальный диаметр 33.0—45.0 мкм; борозды длинные, с нечетко выраженными параллельными краями, узкие (*Cyananthus*) или более широкие (*Codonopsis*, *Leptocodon*), с тупозакругленными (иногда две из них с сросшимися) концами (*Codonopsis*); мембрана борозд густозернистая; диаметр апокольпиума 24.0—25.0, ширина мезокольпиума 12.0—14.0 мкм. Экзина 0.9—1.7 мкм; скульптура крупнозернистая, иногда с сетчатовидным рисунком (*Cyananthus linifolius* Wall., *C. inflatus* Hook. fil. et Thoms.). Покров тонкий, стерженьки короткие, с округлыми головками; интина под бороздами равномерно (*Cyananthus*, *Codonopsis*) или сильно (*Leptocodon*) утолщена. С Э М. Скульптура более или менее густобугорчатая; текстура мелкосетчатая, перегородки ячеек толстые, нерегулярные (*Codonopsis ovata*, табл. I, *3*, *4*), или же дырчатая (*Cyananthus formosus*, табл. I, *1*, *2*; *Leptocodon gracilis*, табл. I, *7*, *8*).

Тип Ostrowskia (монотипный род *Ostrowskia*).

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1986

Морфологические признаки пыльцы представителей семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* (по СМ, СЭМ)

Палиногруппы	Вид	$P \times E$	Число апертур	Скульптура	Шипики (бугорки)		Текстура	Исследованные образцы
					высота, мкм	характер		
I	*Codonopsis ovata* Benth. et Hook. fil.	39.0×43.0	7, 8	Бугорчатая	0.5	Цельные	Сетчатая	West Himalaya, Rhemis, 1562 (LE)
	Cyananthus formosus Diels	43.5×37.0	9, 10	»	0.5	»	Перфорированная	China, Yunnan, G. Forrest, 55 377 (ERE)
	Leptocodon gracilis Lem.	28.5×35.5	9, 10	»	—	»	»	W. Central Birma, F. Kingdon-Ward, 22 750 (LE)
	Ostrowskia magnifica Regel	69.0×81.5	6 (7)	Шиповатая	1.5—1.8	»	Бородавчатая	КазССР, Угадский хр., Г. Н. Саницын, 5493 (ERE)
II	*Canarina canariensis* (L.) Watke	34.0×38.0	3	Бугорчатая	0.5	»	Сетчатая	Gran Canaria, J. Bornmüller, 2625 (LE)
	Platycodon grandiflorus (Jacq.) A. DC.	42.0×49.0	5, 6	Шиповатая	0.5	Раздельные	»	Хабаровск, N. Desoulavy, 328 (LE)
	Sphenoclea zeylanica Gaertn.	18.5×14.5	3	Бугорчатая	0.4	Цельные	»	Royal Gardens, Kew, Wight, 1269 (LE)
	Campanumoea parviflora Benth. et Hook. fil.	28.0×34.5	3	Шиповатая	0.7	»	Бугорчатая	Calcutta, Williams, 552 (LE)
	Pentaphragma aurantiaca Stapf	17.5×20.0	3 (4)	»	—	—	Ямчатая	N. Borneo, Kina Balu W. Chew, E. Korner, 1109 (LE)
III	*Azorina vidalii* Feer	33.5×40.5	3	»	0.8	Цельные	Складчатая	Hort. Bot. Linnipolitan (LE)
	Berenic arguta Tul.	17.5×19.0	3	»	0.8	Раздельные	»	Tacamaca La Reunion, T. Bosser, 20 915 (LE)
	Cephalostigma bailonse Presl	40.5×48.5	3	»	0.8	»	»	Africa, fl. capensis, Esenback, 243 (LE)
	Campanula mirabilis Albov	28.5×33.0	3	»	2.5—4.5	»	Бугорчатая	Абхазия, А. Тахтаджян, 755 (ERE)
	C. radula Fisch. ex Tchih.	30.0×35.0	3 (4)	»	0.5	»	Складчатая	Армения, с. Кярки, В. Аветисян, 111 656 (ERE)
	C. rapunculoides L.	40.0×43.5	3	»	1.5	»	»	Армения, Севан, Р. Карапетян, 36 797 (ERE)

Палино-группы	Вид	*P* × *E*	Число апертур	Скульптура	Шипики (бугорки)		Текстура	Исследованные образцы
					высота, мкм	характер		
III	*Campanulastrum americanus* (L.) Small	36.5×37.0	10—12	Шиповатая	0.5	Раздельные	Ямчатая	New York, Bot. Gard., A. Taylor, 1896 (LE)
	Jasionella bulgarica Stoj. et Stef.	24.5×30.0	4 (5)	»	0.5	Цельные	Складчатая	Africa, fl. capensis, Drege, 6329 (LE)
	Legousia pentagonia (L.) Druce	28.5×33.0	4 (5)	»	0.5	Раздельные	»	Israel, Galilee, Zohary and Amdursky (LE)
	L. falcata (Ten.) Fritsch	24.0×25.5	4 (3)	»	0.4	»	»	Кавказское побережье Черного моря, Юробова, 938 (LE)
	Merciera aurea Schlceht.	42.0×46.0	3	Бугорчатая	1.2	»	»	Africa, Schlechter, 7263 (LE)
	Michauxia laevigata Vent.	32.5×37.5	3	Шиповатая	0.5	»	»	Армения, Гарни — Гохт, А. Федоров, 94 188 (ERE)
	Musschia wollastoni Lowe	26.5×29.0	3	»	0.7	»	Сетчатая	Pl. Maderensis, 167 (LE)
	Peracarpa circioides (Fr. Schmidt) Feer	25.5×30.0	4 (5)	»	0.5	»	Складчатая	О. Сахалин, Г. Пономарчук, 55 252 (LE)
	Phyteuma spicatum L.	34.0×35.0	3 (4)	»	0.6	»	»	Bohemia occid., Josef Nitka, 5151 (LE)
	Petromarula pinnata A. DC.	27.5×31.0	3	Шиповатая	0.5	Цельные	Струйчатая	Creta orient., Chr. Leonis, 132 (LE)
	Prismatocarpus brevilobus A. DC.	49.5×58.0	3	»	0.8	Раздельные	Бородавчатая	Africa, fl. capensis, Drege, 1949 (LE)
	P. paniculatus L'Hér.	39.0×42.0	3	»	0.5	»	»	Africa, fl. capensis, Drege, 6329 (LE)
	Rhigiophyllum squarrosum Hochst.	45.5×58.0	3 (4)	Бугорчатая	1.5—1.8	Цельные	Перфорированная	Austro Africanae, Terra capensis, 96 116 (LE)
	Roella ciliata A. DC.	59.5×62.0	3	Шиповатая	2.8	Раздельные	Бугорчатая	Creta orient., Chr. Leonis, 192 (LE)
	Tracheliopsis tubulosa Buser	14.0×16.5	3	»	0.5	»	Складчатая	Turkey, P. Davis, 1660 (LE)
	Asyneuma filipes (Nab.) Dumboldt	31.0×36.0	3 (4)	»	0.5	»	Перфорированная	Turkey, Satak, O. Polunin, 56 067 (LE)
	Siphocodon spartioides Turcz.	49.0×51.0	3	Бугорчатая	—	Цельные	»	S. Africa, T. M. Salter, 2031 (LE)

Пыльцевые зерна 6,7-бороздные, сплющенно-сфероидальные, с полюса 6,7-угольные; полярная ось 69.0, экваториальный диаметр 81.5 мкм; борозды короткие, широколанцетовидные, нечетко выраженные, ширина мезокольпиума 25.0—26.5 мкм. Экзина 1.7 мкм, скульптура поверхности и мембрана борозд с редкими тупоконечными шипиками разных (2.5—3.5 мкм) размеров; покров толстый, контур волнистый, стерженьковый слой слабо выражен. СЭМ. Шипики у основания цельные, текстура густобородавчатая (на поверхности) и нерегулярно складчатая (на мембранах борозд) (*Ostrowskia magnifica* — табл. I, *5*, *6*).

Палиногруппа II. Пыльцевые зерна бороздно-поровые, бороздно-оровые.[1]

Подгруппа. Пыльцевые зерна бороздно-поровые.

Тип Platycodon (монотипный род *Platycodon*).

Пыльцевые зерна 5,6-бороздно-поровые, сплющенно-сфероидальные, с полюса 5,6-угольные; полярная ось 50.0, экваториальный диаметр 45.0 мкм; борозды очень короткие, широколанцетовидные, мембрана пор и борозд зернистая. Экзина 1.5 мкм, покров толстый, контур волнистый, скульптура очень мелкошиповатая, шипики 0.4—0.5 мкм дл.; текстура зернистая, стерженьковый слой плохо выражен. СЭМ. Шипики у основания раздельные, текстура нерегулярно сетчатая (*Platycodon grandiflorus*, табл. II, *1*, *2*).

Тип Canarina (род *Canarina*).

Пыльцевые зерна 3 (4)-бороздно-поровые, сплющенно-сфероидальные, с полюса округлые; полярная ось 34.0, экваториальный диаметр 38.0 мкм; борозды длинные, узкие, диаметр апокольпиума 11.5, ширина мезокольпиума 25.5 мкм; мембрана пор и борозд зернистая. Экзина 0.8 мкм, скульптура неравномерно бородавчатая, бородавки 0.5 мкм дл. Покров тонкий, стерженьковый слой нечетко выражен. Текстура неясная. СЭМ. Бородавки у основания цельные, текстура мелко неравномерно сетчатая, перегородки ячеек слабоволнистые (*Canarina canariensis*, табл. II, *3*, *4*).

Тип Sphenoclea (монотипный род *Sphenoclea*).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые, узкоэллипсоидальные, с полюса 3-лопастно-округлые; полярная ось 18.5, экваториальный диаметр 14.5 мкм; борозды длинные, ланцетовидные, с приближенными к порам краями, поры расположены глубоко, мембрана пор зернистая. Экзина 0.2 мкм, скульптура густозернистая, покров тонкий, стерженьковый слой не выражен. СЭМ. Бугорки разных размеров, часто в коротких рядах, текстура нечетко складчатая (*Sphenoclea zeylanica*, табл. II, *5*, *6*).

Подгруппа. Пыльцевые зерна бороздно-оровые.

Тип Campanumoea (род *Campanumoea*).

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, сплющенно-сфероидальные, с полюса округлые; полярная ось 28.0, экваториальный диаметр 34.0 мкм. Борозды очень короткие ($^1/_3$ длины полярной оси), ланцетовидные, с неутолщенными краями, почти одинаковые по форме и размерам с орами; мембрана ор и борозд зернистая. Экзина 1.5 мкм. Скульптура негустошиповатая; шипики 1.1—1.2 мкм дл., остроконечные, на концах иногда изогнуты; текстура зернистая; покров тонкий; стерженьковый слой незаметен. СЭМ. Шипики у основания цельные; текстура из густо расположенных нерегулярных выростов (*Campanumoea parviflora*, табл. II, *9*, *10*).

Тип Pentaphragma (род *Pentaphragma*).

Пыльцевые зерна 3, 4 (2)-бороздно-оровые, сильно сплющенно-сфероидальные, с полюса 3,4-лопастные; полярная ось 17.5, экваториальный диаметр 20.0 мкм; борозды очень короткие (4.5—6.0 мкм дл.), узколанцетовидные, почти одинаковые по размерам и формам с орами. Экзина 0.3 мкм, покровная, скульптура неясная. Эндэкзина вокруг апертур и интина под апертурами сильно утолщены. СЭМ: Скульптура гладкая, текстура ямчатая, ямки крупные, глубокие, неравномерные (*Pentaphragma aurantiaca*, табл. II, *7*, *8*).

Палиногруппа III. Пыльцевые зерна экваториально или глобально-поровые.

---

[1] Поры и оры различаются по своей ширине в экваториальном направлении.

Подгруппа. Пыльцевые зерна экваториально-поровые.

Тип Campanula (роды *Adenophora*, *Astrocodon*, *Asyneuma*, *Azorina*, *Berenice*, *Brachycodonia*, *Campanula*, *Cephalostigma*, *Cryptocodon*, *Cylindrocarpa*, *Edraianthus*, *Gadellia*, *Heterochaenia*, *Heterocodon*, *Jasione*, *Jasionella*, *Legousia*, *Lightfootia*, *Merciera*, *Michauxia*, *Microcodon*, *Musschia*, *Popoviocodonia*, *Roella*, *Sergia*, *Specularia*, *Symphyandra*, *Trachelium*, *Tracheliopsis*, *Triadonis*, *Wahlenbergia*).

Пыльцевые зерна 3, 4 (5)- или (2) (Erdtman, 1952; Шулькина, 1979)-экваториально-поровые, слабо сплющенно-сфероидальные, с полюса округлые; полярная ось 25.0—36.0, экваториальный диаметр 32.0—38.0 мкм, поры округлые, крупные, обычно с более или менее выраженным ободком, как и без него, и гладким или скульптированным оперкулумом. Экзина 1.1—2.0 мкм; скульптура шиповатая, шипики 0.5—1.5 (2.5—4.5) мкм дл., коротко- или удлиненно-конические, редко изогнутые (*Michauxia laevigata*, табл. III, *11*, *12*; *Campanula allionii*); текстура зернистая, точечная или неясная; покров тонкий, стерженьковый слой обычно из длинных, к концам закругленных стерженьков, эктэкзина и эндэкзина к порам утолщены. Интина образует подпоровый утолщенный диск. С Э М. Скульптура шиповатая, шипики у основания цельные или разделенные, густо или редко расположенные. Текстура а — складчатая: складки короткие, толстые, местами раздвоенные (*Campanula radula*, табл. III, *6*); складки короткие, тонкие, мелковолнистые (*Asyneuma filipes*, *Berenice arguta*, *Cephalostigma bailonse*, *Legousia falcata*, *L. pentagonia*, *Merciera aurea* (табл. III, *10*), *Michauxia laevigata* (табл. III, *11*, *12*), *Peracarpa circioides* (табл. III, *5*), *Phyteuma spicatum*, *Tracheliopsis tubulosa* (табл. III, *7*, *8*); складки длинные, крупноволнистые (*Campanula rapunculoides*, *Azorina vidalii*, табл. III, *9*); складки вместе с зернышками (*Jasionella bulgarica*, табл. III, *15*). Текстура б — сетчатая (*Musschia wollastoni*, табл. III, *13*, *14*). Текстура в — ямчатая *Prismatocarpus paniculatus*). Текстура г — струйчатая (*Petromarula pinnata*, табл. III, *16*). Текстура д — нерегулярно бугорчатая (*Campanula mirabilis*, табл. III, *1*, *2*). Текстура е — регулярно бугорчатая (*Roella ciliata*, табл. III, *3*).

Подтип Rhigiophyllum (роды *Rhigiophyllum*, *Siphocodon*).

Пыльцевые зерна 3-(*Siphocodon*) или 3 (4)-(*Rhigiophyllum*) поровые, сильно сплющенно-сфероидальные, с полюса 3 (4)-угольные, полярная ось 38.0—46.0, экваториальный диаметр 49.0—58.0 мкм; поры круглые, 4.5—5.0 мкм в диам., ободковые с оперкулумом. Скульптура тонкозернистая (*Siphocodon*) или бугорчатая (*Rhigiophyllum*), текстура неясная. С Э М. Бородавки 0.5—0.9 мкм, у основания цельные (*Rhigiophyllum squarrosum*, табл. III, *17*) или бугорки сглаженные, бархановидные (*Siphocodon spartioides*, табл. III, *18*), текстура перфорированная.

Подтип Githopsis (род *Githopsis*).

Пыльцевые зерна 6, 7 (4, 5) или 9, 10 (Morin, 1980a, b)-экваториально-поровые, сфероидальные, 35.5—40.0 мкм в диам.; поры округлые, 2.5—3.0 мкм в диам., с широким подпоровым утолщением интины, мембрана пор мелкозернистая; экзина 1.4 мкм толщ.; скульптура мелкошиповатая, текстура точечная; покров тонкий, стерженьковый слой из тонких, на концах утолщенных стерженьков; текстура точечная. С Э М (Dunbar, 1975a). Шипики у основания раздельные, текстура из булавовидных бородавок (*G. specularioides*).

Подтип Namacodon (род *Namacodon*, Thulin, 1974).

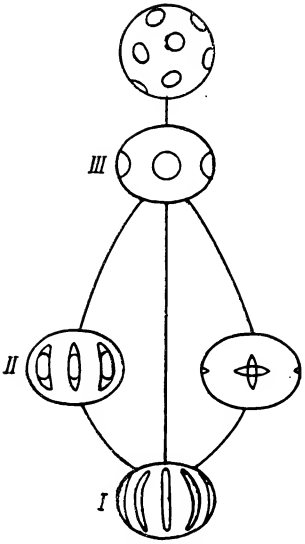
Пыльцевые зерна оровые, соединены в тетрады (Thulin, 1974).

Подгруппа. Пыльцевые зерна глобально-поровые.

Тип Campanulastrum (монотипный род *Campanulastrum*, некоторые калифорнийские виды рода *Campanula* (Morin, 1980, a, b).

Пыльцевые зерна 10—12 или 14—20 (калифорнийские виды) глобально-поровые, сфероидальные, 36.0—39.0 мкм в диам., поры округлые, 7.5 мкм в диам., с широким надпоровым утолщением интины; мембрана пор и текстура зернистые; покров тонкий, стерженьки к концам утолщены. С Э М. Шипики у основания цельные, текстура мелко равномерно ямчатая (*Campanulastrum americanus*, табл. III, *4*).

Эволюционно наиболее примитивными являются пыльцевые зерна бороздных типов (палиногруппа I) с 5—11 слабодифференцированными бороздами



Возможные взаимоотношения между палиногруппами сем. *Campanulaceae*.

и со скульптурой мембран, не отличающейся от скульптуры общей поверхности. Экзина лишена настоящих шипиков и покрыта бородавковидными или выростовидными шипиками. В ультраструктуре экзины также обнаруживаются признаки более примитивного характера: дырчатая (род *Leptocodon* и некоторые виды рода *Cyananthus*) или ямчатая (виды рода *Codonopsis*) текстура. Стенка пыльцы (ТЭМ, Dunbar, 1984) состоит из перфорированного покрова, подстилающий слой часто редуцирован, а эндэкзина гомогенная, без ламелл.

Примитивность бороздных пыльцевых зерен тем более очевидна, что среди родов с подобными типами обнаруживаются такие архаичные признаки, как крупные цветки, верхняя завязь и др. Наконец, географический ареал этих родов ограничен главным образом Восточной и Юго-Восточной Азией, где сосредоточено много древних групп покрытосеменных.

На более высоком эволюционном уровне находятся пыльцевые зерна бороздно-поровых и бороздно-оровых типов (палиногруппа II). В ультраструктуре пыльцы некоторых родов, относящихся к этой группе, наблюдаются разделенные у основания шипики (*Platycodon grandiflorus*), нерегулярные бородавки (*Campanumoea parviflora*), свойственные обычно пыльцевым зернам высокоразвитых поровых типов. Наряду с этим в строении апертур таких пыльцевых зерен обнаруживаются и признаки весьма низкой организации: например нечеткая дифференциация пор или ор.

Самая крупная палиногруппа (III) объединяет пыльцевые зерна поровых типов, свойственных 36 родам из 50. Их характеризуют крупные, хорошо выраженные, обычно оперкулятные поры с широким подпоровым утолщением интины. Число пор варьирует в пределах 3—5 (у большинства видов разных родов), реже — 6—7 (у родов *Githopsis*, *Peracarpa*) или 8—20 (у *Campanulastrum americanus* и некоторых калифорнийских видов рода *Campanula* — Morin, 1980a, b), однако встречаются также и роды, у которых число пор постоянно и равно 3 или 4.

Было замечено (Аветисян, 1967), что при увеличении числа пор больше 5 обычно происходит смещение расположения одной или двух пор от экватора к полюсу (у родов *Githopsis*, *Peracarpa*, *Legousia*, а также у видов рода *Wahlenbergia* — Thulin, 1975). Еще большее увеличение числа пор (12—20) приводит к их глобальному расположению, сопровождаемому изменением общей формы от сплющенно-сфероидальной к сфероидальной (род *Campanulastrum*, некоторые виды рода *Campanula* — Morin, 1980a, b).

У пыльцевых зерен кавказских видов рода *Campanula* была выявлена корреляция между длиной шипиков и числом пор (Аветисян, 1967), при этом виды более древние (*C. kolenatiana*, *C. mirabilis*, *C. massalskyi* — Фомин, 1908) характеризуются 3-поровыми и длинношиповатыми пыльцевыми зернами.

Ультраструктура экзины (СЭМ) поровых типов отличается присутствием шипиков, часто разделенных у основания, а также богатством текстурных элементов в виде разных складок и бородавок, а иногда и их сочетанием. Продвинутость поровых пыльцевых зерен согласуется со строением оболочки зерна (ТЭМ, Dunbar, 1984), состоящей обычно из сложного покрова, дифференцированного подстилающего слоя и ламеллятной эндэкзины. Наибольшей пластичностью обладает стерженьковый слой, чем и обусловлено текстурное разнообразие поровых пыльцевых зерен. Наличие у некоторых представителей поровых типов пыльцы (род *Campanulastrum*, виды родов *Githopsis*, *Adenophora* — Dunbar, 1984) перфорированного покрова (признак, свойственный пыльце бороздных типов) может иметь вторичный характер.

В ходе эволюции колокольчиковых форма пыльцевых зерен подверглась небольшим изменениям — от широкоэллипсоидальной к сплющенно-сфероидальной и сфероидальной, очень редко — узкоэллипсоидальной (*Sphenoclea*). Как исключение пыльцевые зерна бывают собраны в тетрадах (*Nemacodon* — Thulin, 1974). Что же касается размеров, то крупные (50.0—70.0 мкм) пыльцевые зерна встречаются среди родов как из примитивных (*Ostrowskia*, *Platycodon*), так и из высокоразвитых (*Merciera*, *Prismatocarpus*, *Roella* и др.) палиногрупп. То же отмечено и в отношении мелких (16.0—21.0 мкм) пыльцевых зерен, свойственных и первой (*Sphenoclea*, *Pentaphragma*), и второй (*Jasionella*, *Tracheliopsis*, *Legousia*) палиногруппам.

На рисунке приводятся возможные взаимоотношения между палиногруппами.

В качестве исходных мы считаем бороздные типы (палиногруппа *I*), от которых путем образования в бороздах пор или ор могли возникнуть бороздно-поровые и бороздно-оровые типы (палиногруппа *II*). Образование поровых типов (палиногруппа *III*) могло происходить тремя путями.

1. Укорачиванием борозд у бороздных типов пыльцы. При этом среди родов, пыльца которых относится к этим типам, от *Cyananthus*, *Codonopsis*, *Leptocodon* к *Ostrowskia* прослеживается тенденция к уменьшению и укорачиванию борозд.

2. От бороздно-поровых типов пыльцы в результате укорачивания борозды и дальнейшей дифференциации пор. Это тем более вероятно, что у видов рода *Canarina* (Erdman, 1952; Hedberg, 1961) наблюдаются переходы от очень длинных до коротких борозд.

3. От бороздно-оровых типов пыльцы путем одновременной редукции борозды и оры. Подобная линия образования пор (менее вероятная в данном семействе) имеет место в других семействах покрытосеменных растений.

Исследование ультраструктуры пыльцевых зерен при помощи СЭМ часто помогает при идентификации родов и видов, трудно различимых под световым микроскопом. Оказалось, что однотипность в строении апертур сочетается с многообразием ультратонкого строения экзины, свойственным, по-видимому, пыльцевым зернам высокоразвитых семейств. У близких видов различия обычно представлены модификациями одного структурного типа. Внутри политипных родов, таких как *Campanula* (Dunbar, 1975a; данные автора статьи), *Wahlenbergia* (Thulin, 1975), виды группируются в несколько ультраструктурных типов, что позволяет судить об их родстве. Нередки и случаи наличия одной и той же текстуры у пыльцевых зерен разных типов апертур: например, дырчатая текстура у пыльцы *Leptocodon gracilis*, *Cyananthus formosus* (бороздный тип, см. табл. I) и *Siphocodon spartioides*, *Rhigiophyllum squarrosum* (поровый тип, см. табл. III). Аналогичные данные сходства по пыльце других родов приводит также и А. Dunbar (1975a), что свидетельствует о возможности образования одних и тех же структурных элементов экзины на разных уровнях специализации апертур.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян Е. М. Морфология пыльцы сем. *Campanulaceae* и близких к нему семейств (*Sphenocleaceae*, *Lobeliaceae*, *Cyphiaceae*) в связи с вопросами их систематики и филогении. — Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1967, т. 16, с. 5—41. — *Фомин А. В.* *Campanulaceae*. — В кн.: Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1908, т. 4, вып. 6, с. 157. — *Шулькина Т. В.* К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Bieb. — Нов. сист. высш. раст., 1979, т. 16, с. 175—179.— *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. I. *Campanulaceae* subfam. *Campanuloideae*. — Bot. Not., 1975a, vol. 128, N 1, p. 73—101. — *Dunbar A.* On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. II. *Campanulaceae* subfam. *Cyphioideae* und subfam. *Lobelioideae*, *Goodeniaceae*, *Sphenocleaceae*. — Bot. Not., 1975b, vol. 128, N 1, p. 102—118. — *Dunbar A.* Pollen morphology in *Campanulaceae*. IV. — Nord. J. Bot., 1981, vol. 4, p. 1—19. — *Dunbar A.* Pollen morphology and taxonomic position of the genus *Pentaphragma* Will. (*Pentaphragmataceae*). The use compound fixatives. — Grana, 1984, vol. 17, p. 141—147. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy Angiosperm. Stockholm, 1952. 589 p. — *Hedberg O.* Monographie of the genus *Canarina*. — Bot. Tidskr., 1961, vol. 55, N 1, p. 17—62. — *Morin N.* Systematics of the annual California Campanulées (*Campanulaceae*). — Madroño, 1980a, vol. 27, N 4, p. 149—163. — *Morin N.* Systematics of *Githopsis* (*Campanulaceae*). Berkeley: Univ. Calif., 1980b. — *Thulin M.* *Gunillaea* and *Nema-*

codon. Two new genera of *Campanulaceae* in Africa. — Bot. Not., 1974, vol. 127, p. 165—182. — *Thulin M*. The genus *Wahlenbergia* s. l. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. — Symb. Bot. Upsal., 1975, vol. 21, N 1, p. 1—223.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 19 IV 1985.

SUMMARY

The morphology of the pollen grains of 28 genera and 32 species of the family *Campanulaceae* has been studied by means of light and scanning electron microscopes. Within four palynogroups of the family, 9 types and 3 sybtypes of the pollen are established. Three possible evolutionary lines in derivations of porate types from the polycolpate type are discussed.

УДК 581.3.(736/739)

А. А. Ашурметов

РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ СТРУКТУР У ВИДОВ РОДА *GLYCYRRHIZA* (*FABACEAE*)

A. A. ASCHURMETOV. THE DEVELOPMENT OF THE GENERATIVE STRUCTURES IN THE SPECIES OF THE GENUS *GLYCYRRHIZA* (*FABACEAE*)

На основании сравнительно-эмбриологического исследования 9 видов солодки и анализа литературных данных выявлены как общие закономерности в развитии пыльника, семяпочки, пыльцевого зерна и зародышевого мешка для сем. *Fabaceae*, так и некоторые специфические особенности для видов рода *Glycyrrhiza*.

Солодка — род *Glycyrrhiza* — является важнейшим сырьевым и кормовым растением, пользующимся большим спросом в различных отраслях промышленности, сельском хозяйстве и медицине (Муравьев, Соколов, 1966; Кирьялов, 1966; Закиров и др., 1970; Надежина, 1972, и др.).

Микроспорогенез, развитие пыльцевого зерна, семяпочки и зародышевого мешка изучены лишь у отдельных видов рода *Glycyrrhiza* (Галимова, 1975; Ашурметов и др., 1979; Ашурметов, 1981, 1982; Ашурметов, Норматов, 1981). Генезис пыльника, процесс цитокинеза при образовании микроспор, гаметогенез, дифференциация элементов зародышевого мешка, а также сформированные и зрелые зародышевые мешки у солодки до настоящего времени не описаны. Не проанализированы и не обобщены данные по развитию генеративных структур видов рода *Glycyrrhiza* вместе с литературными материалами по сем. *Fabaceae*.

Материал и методика

Объектами исследования явились виды солодки, произрастающие на территории СССР: *G. aspera* Pall., *G. glabra* L., *G. korshinskyi* Grig., *G. uralensis* Fisch. (секция *Glycyrrhiza*); *G. echinata* L., *G. macedonica* Boiss. et Orph., *G. pallidiflora* Maxim. (секция *Pseudoglycyrrhiza* Krug.). Кроме того изучены *G. lepidota* (Nutt.) Pursh из Северной Америки и *G. foetida* Desf. из Северной Африки (секция *Pseudoglycyrrhiza*).

Семена для посева собраны нами и другими сотрудниками Института ботаники АН УзССР во время экспедиционных поездок по Средней Азии и Казахстану. Семена *G. pallidiflora* получены из Минского ботанического сада, *G. lepidota* — из Венского ботанического сада (Австрия), *G. foetida* — с Краковского коллекционного фармакологического участка АН ПНР.

Коллекция солодки выращивается на Ташкентском экспериментальном участке Института ботаники АН УзССР. Там и зафиксирован материал. Цветочные почки, бутоны различной величины, цветки фиксировали смесью Карнуа (3 : 1), обрабатывали по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 8—14 мкм, постоянные препараты окрашивали по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху. Гаметогенез исследовали при проращивании пыльцы на питательной среде. Препараты с проросшими пыльцевыми трубками фиксировали в жидкости Карнуа, окрашивали ацетокармином и гематоксилином по Деляфильду. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-6.

Результаты исследования

Пыльник. У видов рода *Glycyrrhiza* пыльники 4-гнездные, с массивным связником, гнезда объединены попарно в две теки. Адаксиальные и абаксиальные гнезда одинакового размера. Увеличение размеров пыльников происходит начиная с премейотического периода и достигает своих максимальных размеров в период образования микроспор. Затем вплоть до созревания пыльцы пыльники почти не увеличиваются.

На начальном этапе развития пыльник имеет вид небольшого бугорка, состоящего из однородных меристематических клеток, окруженных эпидермой (рис. 1, *1*). Позднее в субэпидермальном слое выделяются археспориальные клетки, отличающиеся от остальных клеток крупными размерами и интенсивной окраской цитоплазмы (рис. 1, *2*). Затем археспориальные клетки в результате периклинальных делений отделяют клетки париетального слоя в сторону эпидермы и клетки спорогенной ткани — внутрь пыльника (рис. 1, *3*). Клетки париетального слоя делятся периклинально, формируя его стенку, и он становится двуслойным, а число спорогенных клеток увеличивается (рис. 1, *4*).

Стенка пыльника солодки, кроме эпидермы, образуется из париетального слоя клеток. Слой стенки пыльника, примыкающий к спорогенным клеткам, становится тапетумом пыльника. Клетки, примыкающие к эпидерме, осуществляют еще одно деление в периклинальном направлении (рис. 1, *4*), формируя клетки эндотеция и среднего слоя пыльника (рис. 1, *5*).

Дифференциация стенки пыльника происходит в центробежном направлении: из париетальных клеток формируется стенка пыльника, а спорогенные клетки образуют материнские клетки микроспор (см. схему). Согласно классификации Т. Б. Батыгиной и других исследователей (1963), у солодки развитие стенки пыльника осуществляется в центробежном порядке — по Solanaceae-типу.

Сформированная стенка пыльника солодки представлена эпидермой, эндотецием, средним слоем и тапетумом (рис. 1, *6*). Эпидерма пыльника в процессе развития претерпевает значительные изменения. Наружная стенка покрывается кутикулой (рис. 1, *7*), клетки ее еще больше удлиняются и вакуолизируются (рис. 1, *8*, *9*). К моменту образования зрелого пыльника оболочки клеток неравномерно утолщаются, в клетках уменьшаются объем цитоплазмы и размер ядер (рис. 1, *10*).

Клетки эндотеция в сформированной стенке пыльника почти не отличаются от клеток эпидермы (рис. 1, *6*). В дальнейшем эндотеций заметно увеличивается в размерах, ядра становятся крупнее. Затем в них появляются характерные фиброзные утолщения (рис. 1, *10*). В зрелом пыльнике все слои его стенки дегенерируют, за исключением эпидермы и фиброзного слоя. Средний слой раньше других разрушается и лизирует. К моменту образования микроспор от среднего слоя остаются под эндотецием клеточные оболочки в виде темной, тонкой пленки (рис. 1, *9*).

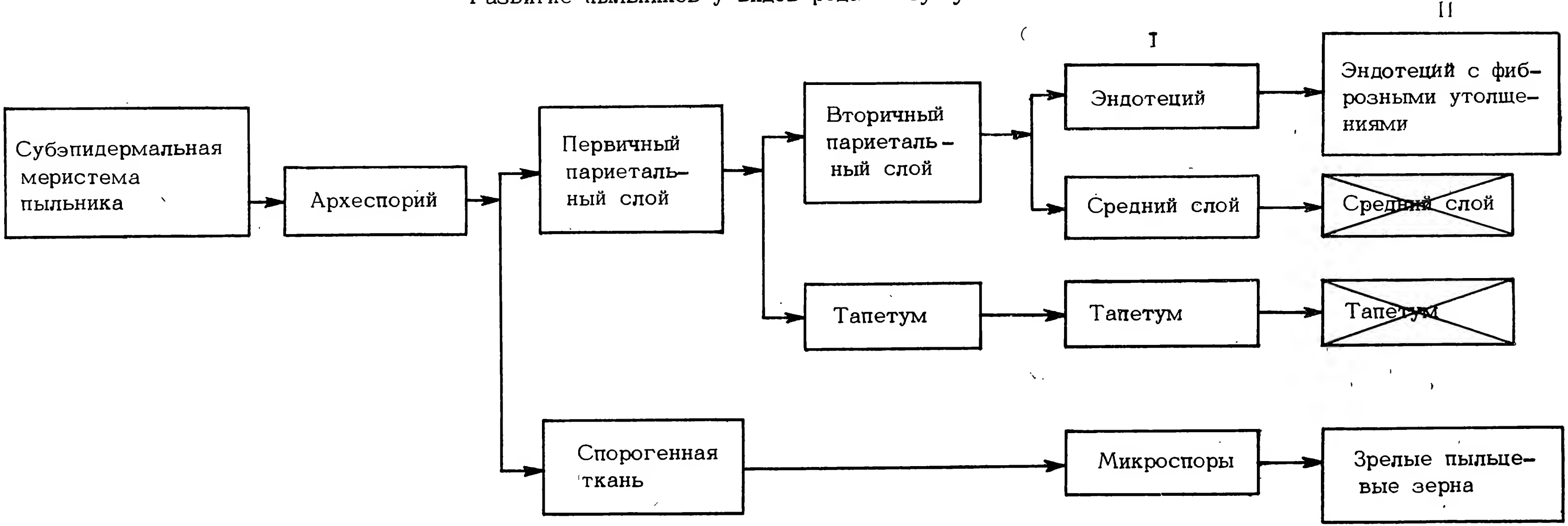
В сформированной стенке пыльника тапетум отличается от остальных клеток пыльника формой и величиной, густотой цитоплазмы и более крупными ядрами (рис. 1, *6*).

В мейотический период развития пыльника и на стадии образования тетрад микроспор клетки тапетума остаются крупными, густоплазменными, имеют одно крупное ядро (рис. 1, *7*, *8*). После растворения оболочек тетрад микроспор и на стадии вакуолизации микроспор в цитоплазме тапетальных клеток появляются крупные вакуоли, клетки тапетума сильно увеличиваются в размерах (рис. 1, *9*). Однако растворение клеточных оболочек тапетума не происходит и миграция содержимого клеток в глубь пыльцевого гнезда не наблюдается. Тапетум до конца своего существования остается одноядерным и не теряет клеточной структуры. К моменту формирования зрелых пыльцевых зерен тапетальные клетки полностью лизируются (см. схему). Тапетум солодки по своей структуре относится к секреторному типу.

Пыльники вскрываются латрорзно с образованием боковых продольных щелей. Сначала вскрываются пыльцевые гнезда у двух длинных, затем — у шести менее длинных и последними — у двух самых коротких тычинок.

Микроспорогенез. Образование тетрад микроспор у всех видов

Развитие пыльников у видов рода Glycyrrhiza


I
II
Субэпидермальная меристема пыльника
Археспорий
Первичный париетальный слой
Спорогенная ткань
Вторичный париетальный слой
Тапетум
Эндотеций
Средний слой
Тапетум
Микроспоры
Эндотеций с фиброзными утолщениями
Средний слой
Тапетум
Зрелые пыльцевые зерна

I – сформированный пыльник, II – зрелый пыльник.

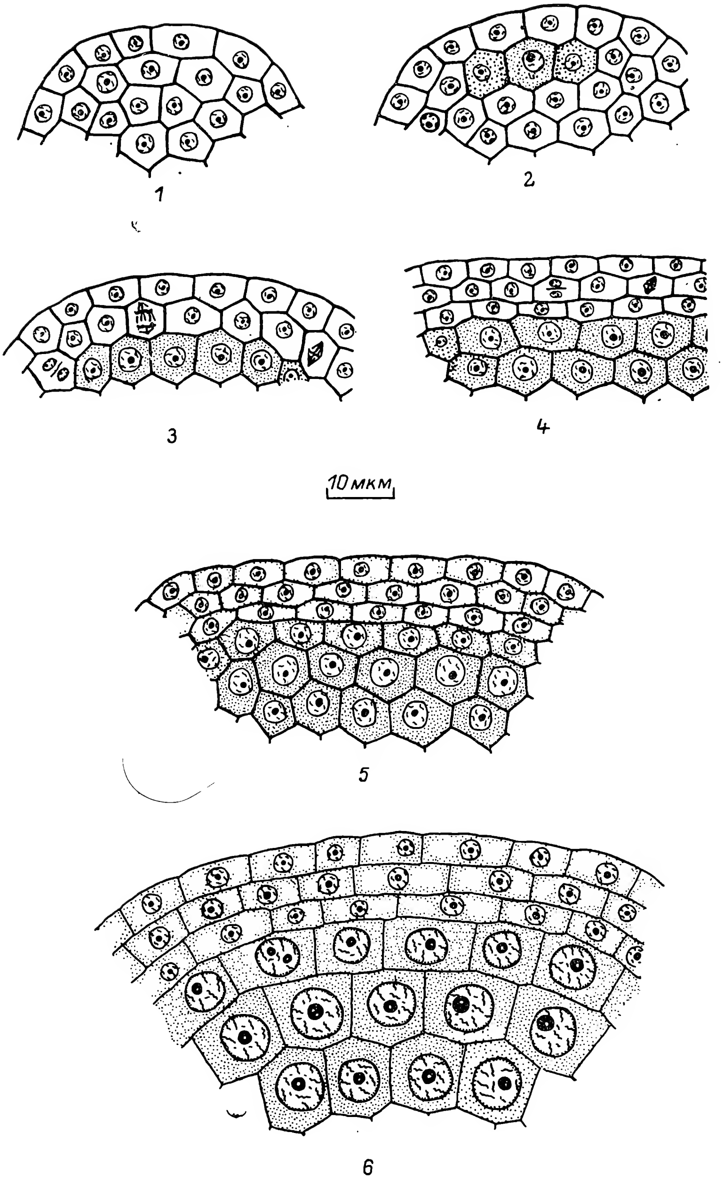


Рис. 1. Развитие стенки пыльника у *Glycyrrhiza glabra*.

1 — меристематический бугорок; *2* — дифференциация археспория; *3—5* — последовательные стадии развития стенки пыльника и спорогенной ткани; *6* — сформированная стенка пыльника, микроспороциты в премейотической фазе; *7* — стадия профазы; *8* — стадия тетрад микроспор; *9* — стадии вакуолизации микроспор; *10* — фрагмент зрелого пыльника с 2- и 3-клеточными пыльцевыми зернами.

рода *Glycyrrhiza* происходит по симультанному типу (Ашурметов и др., 1979; Ашурметов, 1982).

Разделение на клетки в тетрадах у *G. glabra*, *G. aspera*, *G. korshinskyi* и *G. echinata* осуществляется как типичным путем — заложением борозд от периферии к центру, так и при помощи вакуолей (рис. 2). Сначала мелкие вакуоли появляются в центре тетрады ядер (рис. 2, *3*), затем они постепенно сливаются и образуют щель (рис. 2, *4—6*). При этом борозды, закладывающиеся с периферии, разрастаются внутрь и вскоре достигают вакуоли. У остальных видов солодки образование вакуолей не наблюдали, у них цитокинез осуществляется обычным путем, с помощью борозд.

Микроспоры в тетрадах располагаются тетраэдрически или изобилатерально (рис. 2, *7*, *8*). У видов секции *Glycyrrhiza* образуются 75—80 % тетраэдрических

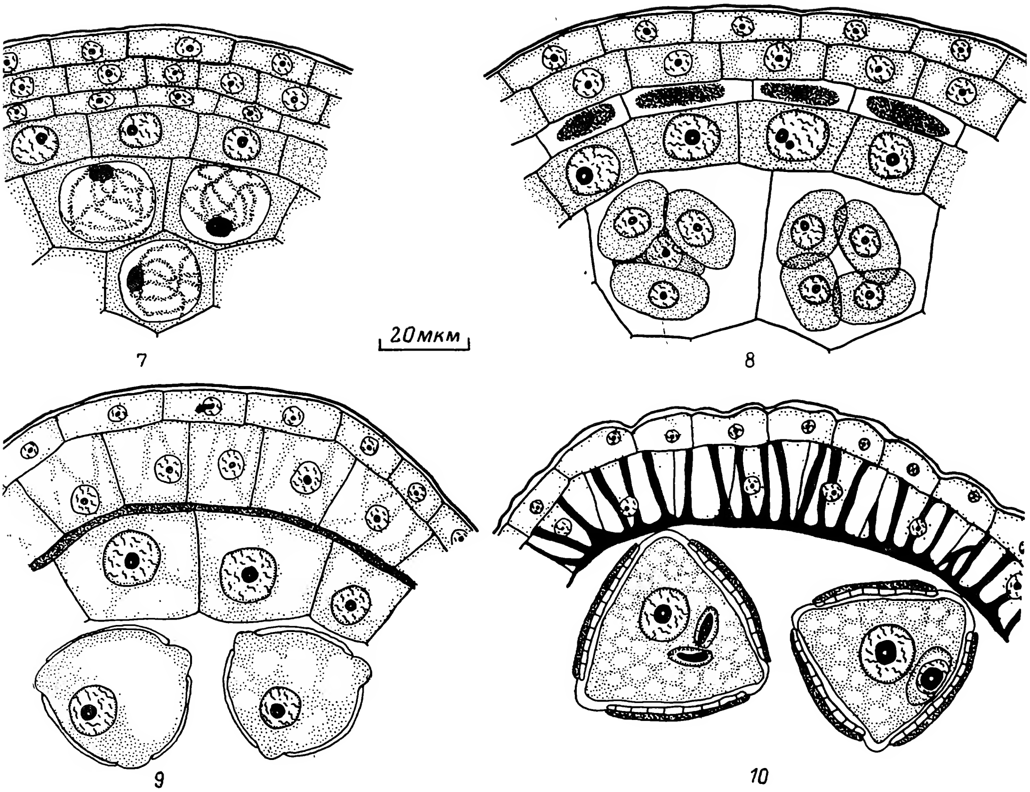


Рис. 1 (*продолжение*).

и 20—25 % изобилатеральных тетрад микроспор; у видов секции *Pseudoglycyrrhiza* соответственно — 50—60 и 40—45 %.

Мейоз при микроспорогенезе у *G. macedonica* и *G. korshinskyi* протекает с некоторыми аномалиями, а у остальных видов нормально.

Пыльцевое зерно. Микроспоры после освобождения из тетрад имеют округлую форму и едва заметную тонкую оболочку. Микроспоры быстро растут, из округлых становятся треугольными, у них утолщается оболочка, формируются поры, а в цитоплазме появляется крупная вакуоль, ядро занимает пристенное положение. Митотическое деление в пыльцевом зерне протекает нормально. Сначала генеративная клетка располагается возле оболочки пыльцевого зерна и имеет характерную для нее форму в виде выпуклой линзы, затем она приближается к ядру вегетативной клетки и приобретает сравнительно округлую форму.

У всех исследованных видов солодки пыльцевые зерна 2-клеточного типа. Однако у видов секции *Glycyrrhiza* в ряде случаев наблюдаются деление генеративной клетки и образование спермиев в пыльцевом зерне. В 3-клеточном пыльцевом зерне ядро вегетативной клетки располагается в центре, рядом с ядром находятся удлиненно-овальные, бедноплазменные спермии с ядрами, ярко красящимися по Фёльгену (рис. 1, *10*).

Гаметогенез. Как правило, генеративная клетка у всех видов солодки делится в пыльцевой трубке. У видов секции *Pseudoglycyrrhiza* никаких отклонений от этого способа деления генеративной клетки не было обнаружено.

Не отмечается каких-либо закономерностей в расположении ядра вегетативной и генеративной клеток относительно друг друга при их перемещении в пыльцевой трубке. В большинстве случаев ядро вегетативной клетки находится перед генеративной клеткой. В некоторых случаях генеративная клетка движется впереди ядра вегетативной клетки.

У видов секции *Glycyrrhiza* в случае образования спермиев в пыльцевом зерне при прорастании пыльцы также наблюдаются разные варианты выхода

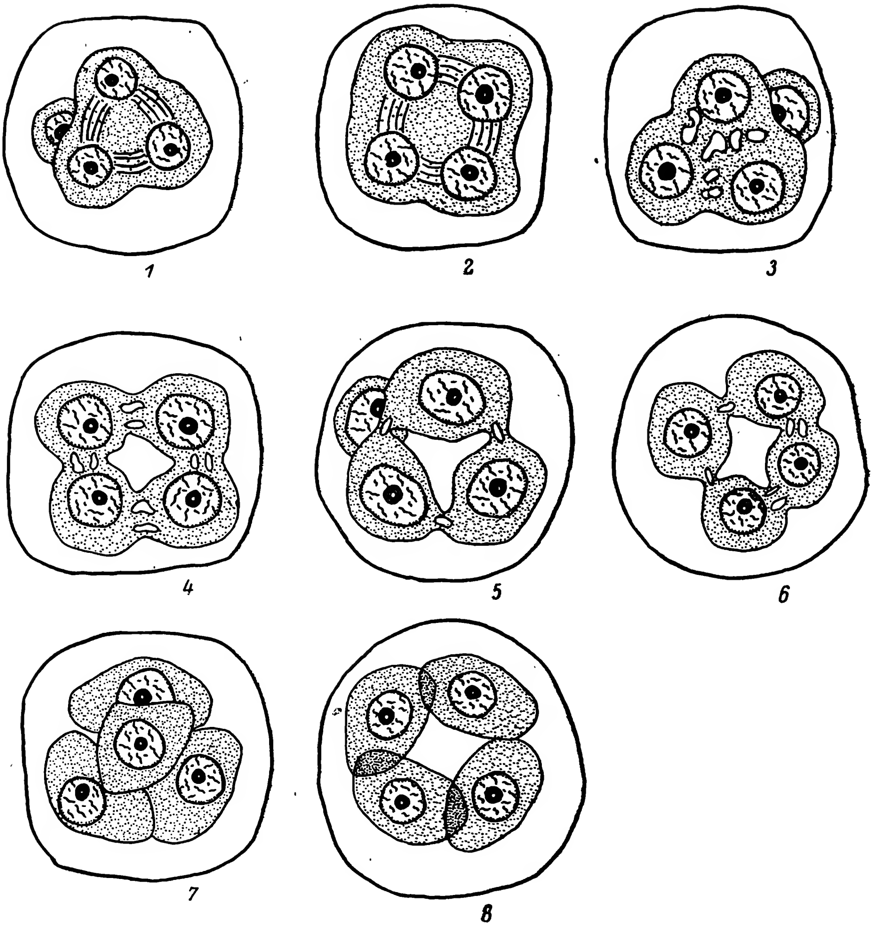


Рис. 2. Особенности цитокинеза при образовании микроспор с участием вакуолей у *Glycyrrhiza aspera* (*1*, *4*, *8*) и *G. korshinskyi* (*2*, *3*, *5—7*).

их в пыльцевую трубку: ядро вегетативной клетки идет впереди, за ним следуют два спермия; или первыми в пыльцевую трубку входят оба спермия, а ядро вегетативной клетки идет за ними; нередко ядро вегетативной клетки при входе в пыльцевую трубку оказывается между спермиями.

При делении генеративной клетки в пыльцевой трубке у видов секции *Glycyrrhiza* хорошо видно ахроматическое веретено деления. У видов секции *Pseudoglycyrrhiza* с исчезновением ядерной оболочки на стадии метафазы хромосомы размещаются свободно в полости всей клетки. На стадии ана- и телофазы хромосомы располагаются в экваториальной плоскости, однако у них не выявляется ахроматического веретена деления.

У солодки спермии в пыльцевой трубке имеют овально-продолговатую форму с интенсивно окрашивающимися округлыми ядрами, ядрышко не выделяется. Длина спермиев в пыльцевой трубке — 6—8 мкм. Среди бобовых растений спермии солодки являются одними из мелких (Руденко, 1965).

Завязь. У солодки она образуется из одного плодолистика, одногнездная. Семяпочки в завязи располагаются в основном вдоль одного шва, реже наблюдается очередное прикрепление семяпочек вдоль обоих швов. Плацентация постенная, перегородки между семяпочками не закладываются. Завязь имеет хорошо развитую проводящую систему, представленную тремя пучками: одним спинным и двумя брюшными.

В завязи у видов секции *Pseudoglycyrrhiza* закладываются 2, реже — 3 семяпочки, за исключением *Glycyrrhiza lepidota* — 4—6 семяпочек. У видов секции *Glycyrrhiza* закладываются 6—10 семяпочек.

Семяпочка. У солодки она со зрелым зародышевым мешком, имеет в средней части 2-, а в микропилярной 5—8-слойный наружный интегумент; в средней части 2-, в микропилярной — 3—4-слойный внутренний интегумент. В образовании микропиле участвуют оба интегумента. Экзостом несколько смещен по отношению к эндостому и образует зигзагообразное микропиле.

Семяпочка крассинуцеллятного типа, но нуцеллус характеризуется тем, что быстро лизируется развивающимся зародышевым мешком. Начало деструкции клеток нуцеллуса отмечается со стадии функционирования одной из клеток тетрад и дегенерации трех остальных клеток мегаспор. Разрушение начинается с внутренних клеток, непосредственно прилегающих к мегаспорам, постепенно распространяется и на другие клетки нуцеллуса. Впоследствии на стадии 2—8-ядерного зародышевого мешка они интенсивно лизируют, образуя лизирующий комплекс зародышевого мешка.

В период раскрытия цветка в семяпочке со зрелым зародышевым мешком нуцеллус в латеральной и микропилярной частях в основном лизирует; он сохраняется лишь в халазальной части семяпочки.

Семяпочки солодки относятся к кампилотропному и анакампилотропному типам, причем оба типа встречаются у одного и того же вида. У *G. glabra*, *G. aspera*, *G. korshinskyi*, *G. uralensis* и *G. lepidota* у основания и в верхней части завязи формируются кампилотропные, а в средней части завязи — анакампилотропные семяпочки.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. В семяпочке солодки, в субэпидерме нуцеллуса закладывается несколько археспориальных клеток, каждая из которых делится периклинально на две: верхняя становится париетальной клеткой, а нижняя — спорогенной. Затем париетальные клетки делятся дальше, образуя 2—3 слоя кроющих клеток. K. Schnarf (1927—1929) выделяет 4 типа многоклеточного археспория у покрытосеменных. По этой классификации многоклеточный археспорий солодки относится к типу II.

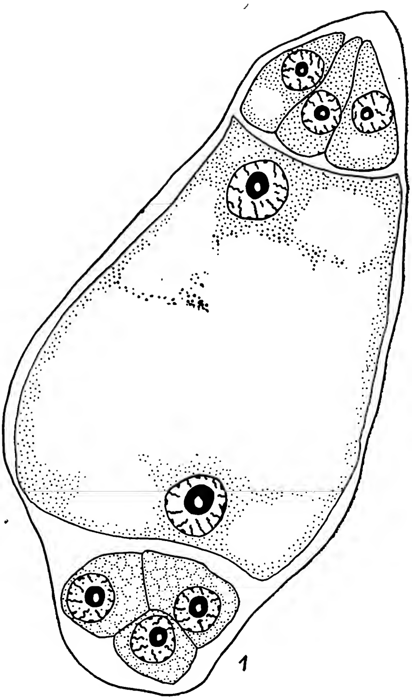
Из 4—6 археспориальных клеток, как правило, одна дифференцируется в материнскую клетку мегаспор, которая сильно увеличивается в размере, приобретает удлиненную форму и обычно располагается в центральной части нуцеллуса. После I мейоза возникает диада — промежуточная фаза мегаспорогенеза, а после II мейоза — тетрада мегаспор.

Характерным для солодки является формирование линейных тетрад. Реже наблюдаются Т-образные и еще реже — обратно-Т-образные и изобилатеральные тетрады мегаспор. Развитие зародышевого мешка в основном происходит из халазальной мегаспоры, иногда — из эпихалазальной и в редких случаях — из микропилярной или субмикропилярной мегаспор.

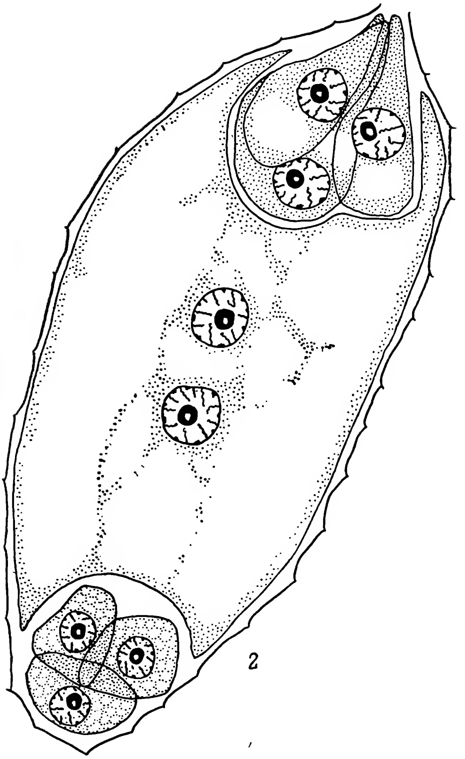
Моноспорический зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Крупная вакуоль, образовавшаяся на стадии 2-ядерного ценоцита, является первопричиной полярности зародышевого мешка. Это наблюдается и при формировании 4- и 8-ядерного ценоцита, ядра которого остаются на полюсах, а между ними располагается крупная вакуоль. Во время клеткообразования в 8-ядерном ценоците и дифференциации элементов зародышевого мешка происходит наиболее интенсивный рост самого зародышевого мешка. У объектов нашего исследования в это время прослеживаются два периода: формирования и созревания зародышевого мешка.

В период формирования происходит клеткообразование (рис. 3, *1*) и заканчивается оформление всех элементов зародышевого мешка: яйцеклетка и синергиды принимают характерные для них вид и размеры относительно одна другой; оформляются антиподиальные клетки, полярные ядра начинают сближаться (рис. 3, *2*). Сформированный зародышевый мешок у солодки представляет зародышевый мешок с правильно поляризованными структурами: яйцевым аппаратом в микропилярной части, состоящим из яйцеклетки и двух синергид; антиподиальным аппаратом из трех клеток в халазальной части; двумя полярными ядрами в центральной клетке.

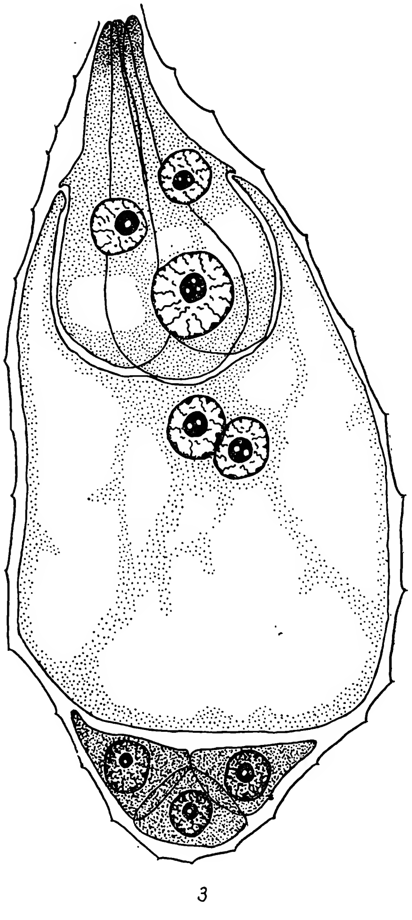
Период созревания зародышевого мешка у изученных нами видов короче периода формирования. В этот период происходят окончательная дифференциация и увеличение размеров клеток зародышевого мешка: образование нитчатого аппарата и крючкообразных выступов в синергидах; приближение по-



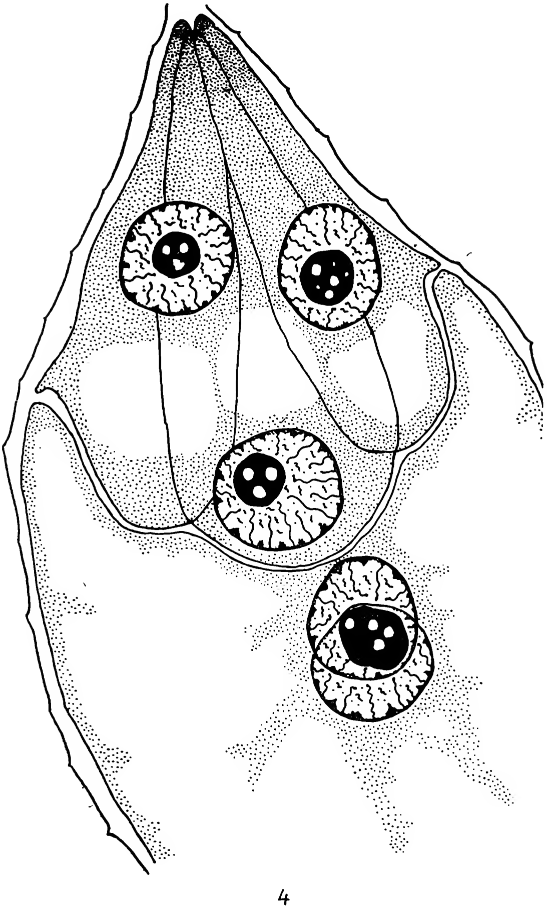
1



2



3



4

лярных ядер к месту их окончательного расположения; изменения в клетках антипод или дегенерация их (в зависимости от объекта); накопление запасных веществ (в особенности крахмала) в клетках зародышевого мешка (в яйцеклетке и центральной клетке).

Зрелый зародышевый мешок у солодки характеризуется тем, что в нем завершилась дифференциация его элементов (рис. 3, *3*, *4*). Яйцеклетка и центральная клетка с двумя полярными ядрами готовы к оплодотворению. Зрелый зародышевый мешок овально-вытянутой формы. У *G. macedonica*, *G. pallidiflora*, *G. foetida* и *G. lepidota* нитчатый аппарат у синергид выражен хорошо; у остальных видов солодки он отсутствует, но цитоплазма синергид на базальном конце клеток окрашивается темнее (рис. 3, *4*). Крючкообразные выросты синергид у *G. lepidota*, *G. pallidiflora* и особенно у *G. korshinskyi* выявляются четко (рис. 3, *4*), а у остальных видов не выражены. Антиподы у *G. echinata*, *G. macedonica* и *G. foetida* в зрелом зародышевом мешке сохраняются, а у большинства видов солодки дегенерируют, наблюдаются лишь их остатки. В зрелом зародышевом мешке у *G. korshinskyi* иногда сохраняются антиподы (рис. 3, *3*), но в большинстве случаев они дегенерируют (рис. 3, *4*).

Центральная клетка зрелого зародышевого мешка содержит 2 полярных ядра, которые располагаются в густой цитоплазме вблизи клеток яйцевого аппарата под яйцеклеткой. Полярные ядра находятся в контакте, они у всех изученных видов солодки не сливаются до оплодотворения.

Для солодки характерно накопление крахмальных зерен, особенно их много в яйцеклетке и в центральной клетке вокруг полярных ядер зрелого зародышевого мешка. При развитии семяпочки и зародышевого мешка как спорадическое явление наблюдается ложная полиэмбриония. Дополнительные зародышевые мешки, как правило, незначительной величины по сравнению с основным. В них отсутствуют отдельные элементы зародышевого мешка. Лишь у *G. glabra* и *G. echinata* в 2—3 случаях наблюдали два нормально развивающихся зародышевых мешка в одной семяпочке.

Обсуждение

Результаты сравнительно-эмбриологического исследования мужских и женских генеративных структур видов рода *Glycyrrhiza*, а также анализ и обобщение литературных данных позволяют выявить как общие закономерности для сем. *Fabaceae*, так и специфические особенности для видов секций *Glycyrrhiza* и *Pseudoglycyrrhiza*.

Пыльники у всех изученных видов солодки развиваются идентично. Стенка пыльника дифференцируется в центробежном направлении по Solanaceae-типу, согласно классификации Батыгиной с соавторами (1963), что соответствует типу двудольных системы G. Davis (1966) и Е. Л. Кордюм (1978).

Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума, что также характерно для большинства изученных видов семейства бобовых (Hansen, 1953; Чубирко, 1965, 1967; Кострикова, 1976; Норматов, 1983, и др.).

Фиброзные утолщения эндотеция способствуют раскрытию гнезд пыльника при помощи продольной щели — стомиума. Стомиум возникает между двумя гнездами микроспорангия в каждой половине пыльника. У многих видов сем. *Fabaceae* пыльники раскрываются интрорзно и экстрорзно («Сравнительная эмбриология цветковых растений», 1985), а у видов рода *Glycyrrhiza* пыльники вскрываются латрорзно.

Достаточно постоянным признаком для видов рода *Glycyrrhiza* является число ядер в клетках секреторного тапетума, который до конца своего существования остается одноядерным. Секреторный тапетум с одноядерными клетками

Рис. 3. Дифференциация элементов зародышевого мешка у *Glycyrrhiza korshinskyi*.

1 — завершение клеткообразования в зародышевом мешке, *2* — сформированный зародышевый мешок, *3* — зрелый зародышевый мешок с клетками антипод, *4* — зрелый зародышевый мешок без клеток антипод.

отмечен для сравнительно небольшого числа видов покрытосеменных (Кордюм, 1978).

Тапетум солодки, так же как у большинства покрытосеменных, формируется со стороны эпидермы в результате деления париетального слоя, а со стороны связника — из прилегающих клеток меристемы (Батыгина и др., 1963; Periasamy, Swamy, 1966; Орел, Жакова, 1976; Камелина, 1980). Двойственное происхождение свойственно не только тапетуму, но и среднему слою и эндотецию. (Батыгина, Шамров, 1981).

Образование тетрад микроспор у всех видов солодки происходит по симультанному типу (Галимова, 1975; Ашурметов, 1982, и др.), однако наблюдаются и некоторые различия: цитокинез одних происходит с участием вакуолей, а других — без них, только с образованием центростремительных борозд, в соотношении тетраэдрических и изобилатеральных тетрад микроспор. Симультанный тип образования тетрад микроспор характерен для всего семейства бобовых (Davis, 1966; Поддубная-Арнольди, 1982; «Сравнительная эмбриология цветковых растений», 1985). Исключением являются отдельные виды рода *Onobrychis*, у которых наряду с симультанным отмечается иногда сукцессивный тип (Кадырова, 1974). Однако у большинства видов рода *Onobrychis* образование тетрад микроспор происходит только по симультанному типу (Саидов и др., 1970; Шевчук, Конычева, 1972; Норматов, 1974, 1983).

У видов секции *Pseudoglycyrrhiza* пыльцевые зерна 2-клеточного типа. У видов секции *Glycyrrhiza* наряду с 2-клеточными изредка наблюдаются 3-клеточные пыльцевые зерна. При делении генеративной клетки в пыльцевой трубке у видов секции *Pseudoglycyrrhiza* не выявляется ахроматического веретена, но у видов секции *Glycyrrhiza* оно наблюдается. По-видимому, узкие пыльцевые трубки и малое количество цитоплазмы обусловливают отсутствие волокон веретена у видов секции *Pseudoglycyrrhiza*. Сравнительно длинные и широкие пыльцевые трубки у видов секции *Glycyrrhiza*, наоборот, способствуют выявлению веретена деления. В литературе у большинства видов сем. *Fabaceae* отмечается отсутствие веретена при делении генеративной клетки в пыльцевой трубке (Транковский, 1939; Чубирко, 1965, и др.). Только у некоторых видов наблюдается веретено (Руденко, 1965).

В завязи у видов секции *Glycyrrhiza* закладывается большое число семяпочек по сравнению с видами секции *Pseudoglycyrrhiza*. Изгиб семяпочек у последних имеется только к вершине завязи. У видов секции *Glycyrrhiza* изгиб семяпочки направлен в основном тоже к вершине, но в отдельных случаях в одной и той же завязи семяпочки изгибаются как к вершине, так и к основанию (Ашурметов, Норматов, 1981). Различное направление изгиба семяпочки в одной и той же завязи у видов бобовых описано лишь у *Medicago sativa* (Cooper e. a., 1937).

Семяпочка у солодки относится к крассинуцеллятному типу. Нуцеллус, выполняя проводящую и секреторную функции, обеспечивая приток питательных веществ к развивающемуся зародышевому мешку, сам поглощается им и быстро лизирует. Семяпочки солодки кампилотропные или анакампилотропные, двупокровные. Исходными типами семяпочки являются ортотропная и анатропная; возникновение кампилотропных и других типов семяпочек — скорее результат приспособительной эволюции в направлении создания благоприятных условий для осуществления процесса оплодотворения (Савченко, 1973).

У солодки женский археспорий многоклеточного типа, что широко распространено у видов семейства бобовых, а одноклеточный тип сравнительно редок (Чубирко, 1972; «Сравнительная эмбриология цветковых растений», 1985). У некоторых родов семейства тип женского археспория варьирует в пределах видов одного рода: у клевера красного — многоклеточный (Федорчук, 1944), а у клевера открытозевого и ползучего — одноклеточный (Чайкина, 1960) и др.

Образования Т-образных, обратно-Т-образных и изобилатеральных тетрад мегаспор у солодки встречаются в редких случаях. Характерным же является формирование тетрад с линейным расположением в них мегаспор. И. Д. Романов (1971) на примере хлопчатника убедительно вскрыл причины, обусловливающие возникновение различных типов тетрад. D. Rembert (1971) выделяет 12 типов строения тетрад мегаспор у бобовых и придает им филогенетическое значение. Позднее М. Р. Крущева (1982) у 4 видов бобовых моделирует 7—

12 типов тетрад мегаспор. По-видимому, возникновение различных вариаций расположения мегаспор в тетраде — скорее результат приспособительной эволюции растений и свидетельствует об экологической пластичности бобовых.

У солодки наряду с развитием зародышевого мешка из халазальной мегаспоры тетрады иногда встречаются образования зародышевого мешка из любой другой клетки тетрады. Такой случай у бобовых отмечен лишь у лядвенца рогатого (Чубирко, 1972). Развитию зародышевого мешка из эпихалазальной, микропилярной или субмикропилярной мегаспор, очевидно, способствует строение всей семяпочки солодки: более или менее выключение из питания тетрад мегаспор сосудистой системы; переход функции питания к нуцеллусу, который несколькими слоями окружает тетраду мегаспор и может в одинаковой степени питать все 4 мегаспоры.

Развитие зародышевого мешка сопровождается интенсивным лизисом окружающих его клеток — это спорогенные клетки многоклеточного женского археспория и мегаспоры тетрад, не получившие возможности развиваться дальше, а также клетки нуцеллуса. Они образуют лизирующий комплекс и служат источником питательных веществ для развивающихся зародышевых мешков.

У видов рода *Glycyrrhiza* как спорадическое явление отмечается развитие двух зародышевых мешков в одной семяпочке. Для некоторых видов родов *Medicago*, *Trifolium*, *Phaseolus* развитие более чем одного зародышевого мешка, вероятно, является стабильным признаком (Федорчук, 1944; Чайкина, 1960; Крылова, 1963; Терзийски, 1970).

Моноспорический зародышевый мешок, развивающийся по Polygonum типу, характерен не только для солодки, но и для подавляющего числа видов бобовых (Schnarf, 1927—1929; Davis, 1966; Dnyansagar, 1970; Поддубная-Арнольди, 1982; «Сравнительная эмбриология цветковых растений», 1985). Биспорический зародышевый мешок, развивающийся по Allium-типу, — очень редкое явление для бобовых (Rembert, 1969; Крущева, 1982; Чубирко, 1984).

Выделенные нами в развитии зародышевого мешка солодки два периода — формирования и созревания, а также характеристика сформированного и зрелого зародышевого мешка представляют интерес для изучения всего сем. *Fabaceae*. Они могут быть использованы при описании зародышевого мешка бобовых.

В результате исследования генеративных структур солодки и анализа данных литературы выявлены ряд общих закономерностей в развитии пыльника, семяпочки, пыльцевого зерна и зародышевого мешка, характерных для сем. *Fabaceae*, а также некоторые специфические особенности для видов рода *Glycyrrhiza*: стенка пыльника дифференцируется в центробежном направлении по Solanaceae-типу; пыльники вскрываются латрорзно; тапетум до конца своего существования остается 1-ядерным; цитокинез при формировании тетрад микроспор у некоторых видов солодки происходит с участием вакуолей; наряду с 2-клеточными формируются 3-клеточные пыльцевые зерна; семяпочки кампилотропные или анакампилотропные, двупокровные, крассинуцеллятные, нуцеллус лизируется быстро; женский археспорий многоклеточного типа; наряду с образованием зародышевого мешка из халазальной мегаспоры тетрады встречаются случаи образования зародышевых мешков из любой другой клетки тетрады; моноспорический зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу; в развитии зародышевого мешка выделены два периода — формирования и созревания — и дана характеристика сформированного и зрелого зародышевого мешка.

ЛИТЕРАТУРА

Ашурметов А. А. Развитие генеративной сферы у *Glycyrrhiza korshinskyi* G. Grig. — ДАН УзССР, 1981, № 8, с. 54—57. — *Ашурметов А. А.* О диагностических признаках секций рода *Glycyrrhiza* L. — В кн.: Филогения высших растений. М.: Наука, 1982, с. 14—17. — *Ашурметов А. А.*, *Норматов Б. А.* Сравнительное исследование развития семяпочек и женского гаметофита у солодок. — Узб. биол. журн., 1981, № 2, с. 33—36. — *Ашурметов А. А.*, *Саидов Д. К.*, *Норматов Б. А.* Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у видов рода *Glycyrrhiza* L. — ДАН УзССР, 1979, № 7, с. 68—69. — *Батыгина Т. Б.*, *Терехин Э. С.*, *Алимова Г. К.*, *Яковлев М. С.* Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. — Бот.

журн., 1963, т. 48, № 8, с. 1108—1120. — *Батыгина Т. Б.*, *Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 12, с. 1696—1709.— *Галимова К. А.* О микроспорогенезе и развитии мужского гаметофита у солодок голой и уральской. — В кн.: Эколого-биологические особенности и хозяйственно ценные признаки солодки в культуре. Ташкент: Фан, 1975, с. 35—37. — *Закиров К. З.*, *Чеврениди С. Х.*, *Паузнер Л. Е.*, *Варганов Л. А.* Народнохозяйственное значение и перспективы исследования глицирризиносодержащих солодок в Узбекистане. — В кн.: Материалы по биологии видов рода *Glycyrrhiza* L. Ташкент: Фан, 1970, с. 3—10. — *Кадырова Р. У.* Биология цветения и цитоэмбриология некоторых многолетних эспарцетов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1974. 18 с. — *Камелина О. П.* Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л.: Наука, 1980. 102 с. — *Кирьялов Н. П.* Новые тритерпеновые кислоты из солодок. — В кн.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л.: Наука, 1966, с. 123—129. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 219 с. — *Кострикова Л. Н.* Развитие пыльника и микроспорогенез у *Amorpha glabra* Desf. — Вестн. МГУ, 1976, № 3, с. 50—59. — *Крущева М. Р.* Сравнително проучване на мегаспорогенезиса при четири вида от семейства *Fabaceae* Lindl. — Годишник Софийск. ун-та, 1982, кн. 2, с. 15—25. — *Крылова В. В.* Биология макроспорогенеза и семянообразования культурных видов фасоли. — В кн.: Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. Кишинев: Штиинца, 1963, вып. 2, с. 79—153. — *Муравьев И. А.*, *Соколов В. С.* Состояние и перспективы изучения и использования солодки в народном хозяйстве СССР. — В кн.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л.: Наука, 1966, с. 5—14. — *Надежина Т. П.* Опыт выращивания солодки в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР, 1972, сер. 5, вып. 16, с. 47—64. — *Норматов Б. А.* Строение микроспорангиев и микроспорогенез у эспарцета мелкоцветкового *Onobrychis micrantha* Schrenk. — В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1974, с. 66—71. — *Норматов Б. А.* Эмбриологическое исследование некоторых однолетних видов рода *Onobrychis* (Tourn.) Adans. — В кн.: Проблемы гаметогенеза, плодотворения и эмбриогенеза. Ташкент: Фан, 1983, с. 102—103. — *Орел Л. И.*, *Жакова М. А.* Дифференциация стенок пыльника и диморфизм тапетума томата *Lycopersicum esculentum* Mill. (*Solanaceae*). — Бот. журн., 1976, т. 61, № 12, с. 1720—1729. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Романов И. Д.* Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. — В кн.: Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 72—113.— *Руденко Ф. Е.* Развитие мужских гамет у представителей *Papilionaceae*. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 11, с. 1575—1578. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Саидов Д. К.*, *Шевчук Л. П.*, *Конычева В. И.* Микроспорогенез у эспарцета хорасанского. — ДАН УзССР, 1970, № 11, с. 52—54. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, т. 3, с. 67—77. — *Терзийски Д. П.* Сравнително цитоэмбриологическое изучение некоторых представителей *Papilionaceae* Gis. (*Fabaceae* Lindl.): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1970. 24 с. — *Транковский Д. А.* О делении генеративного ядра в пыльцевой трубке некоторых покрытосеменных. — Бюл. МОИП, 1939, т. 48, вып. 5—6, с. 124—129. — *Федорчук В. Ф.* Развитие и строение семяпочек и семян у красного клевера (*Trifolium pratense*). — Тр. ТСХА, 1944, вып. 25. 39 с. — *Чайкина К. В.* Цитоэмбриологическое изучение клевера открытозевого. — Сообщ. Моск. отд. ВБО, 1960, № 1, с. 97—102. — *Чубирко М. М.* Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у клевера *Trifolium repens* L. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 11, с. 1578—1584. — *Чубирко М. М.* Микроспорогенез лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus* L.). — Бюл. МОИП, 1967, т. 72, вып. 6, с. 93—100. — *Чубирко М. М.* Формирование пестика, семяпочек и макроспорогенез лядвенца рогатого. — Бюл. МОИП, 1972, т. 77, вып. 2, с. 125—131. — *Чубирко М. М.* Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка сем. бобовых. — В кн.: Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений. Телави, 1984, с. 67. — *Шевчук Л. П.*, *Конычева В. И.* К эмбриологии *Onobrychis grandis* Lipsky и *O. chorossanica* Bge. — В кн.: Морфологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972, с. 85—94. — *Cooper D. C.*, *Brink R. A.*, *Albrecht H. R.* Embryo mortality in relation to seed formation in alfalfa (*Medicago sativa*). — Amer. J. Bot., 1937, vol. 34, N 4, p. 274—279. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y., 1966. 528 p. — *Dnyansagar V. R. Leguminosae.* — In: Comparative of Angiosperms. Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 1970, N 41, p. 93—103. — *Hansen H. W.* Development morphology of *Lotus corniculatus.* — Iowa State Coll., J. Sci., 1953, vol. 27, N 3—4, p. 563—600. — *Periasamy K.*, *Swamy B. G. L.* Morphology of anther tapetum of angiosperms. — Cur. Sci., 1966, vol. 35, N 17, p. 427—431. — *Rembert D. H.* Comparative megasporogenesis in *Papilionaceae.* — Amer. J. Bot., 1969, vol. 56, N 6, p. 584—591. — *Rembert D. H.* Phylogenetic significance of megaspore tetrad patterns in *Leguminales.* — Phytomorphology, 1971, vol. 21, N 1, p. 1—9. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1927—1929. 417 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 III 1986.

SUMMARY

Based on the study of generative structures in 9 *Glycyrrhiza* species and the analysis of published data, the general pattern in the development of the anther, ovule, pollen grain and embryo sac in the *Fabaceae* family have been established. Some specific features for the species of the genus *Glycyrrhiza* have also been described.

УДК 581.9 : 631.619

К. А. Куркин, А. А. Горягин, А. И. Дергунов, И. В. Герус

ОРДИНАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ПО ФАКТОРУ ПОЕМНОСТИ И ИНДИКАЦИЯ СТУПЕНЕЙ ПОЕМНОСТИ ПО РАСТИТЕЛЬНОСТИ

K. A. KURKIN, A. A. GORYAGIN, A. I. DERGUNOV, I. V. GERUS. ORDINATION OF THE VEGETATION OF FLOOD PLAIN MEADOWS ACCORDING TO THE FLOODING FACTOR AND INDICATION OF DEGREES OF FLOODING BY THE VEGETATION

Степень поемности нельзя адекватно оценить ни в днях паводкового затопления, ни в суммах температур воды. В прирусловой части поймы степень поемности обратно пропорциональна высотному положению на градиенте поемности (от меженного уреза воды в русле до пика максимальных паводков). В центральной части поймы эта закономерность «работает» только на краткопоемных уровнях. В классе долгопоемных лугов степень поемности здесь приходится оценивать по степени увлажнения. Установлена слабая «помехоустойчивость» диагностики ступеней поемности и по доминантам, и по флористическим критериям при высокой помехоустойчивости соотношения групп индикаторов («спектров поемности»).

Д. Н. Цыганов (1983) рассматривает ординацию и индикацию в качестве двух взаимообратимых процедур. Другие исследователи воздерживаются от этого, поскольку термин «ординация» понимается в геоботанике гораздо шире и неопределеннее, чем термин «индикация».[1] Ординация — это любое ранжирование. При этом необходимо различать экологическую ординацию (прямой градиентный анализ) и фитоценотическую (все непрямые методы). Экологическая ординация ранжирует виды или фитоценозы, исходя из их распределения по градиентам определенных экологических факторов или замещающих их показателей, скаляров[2] (Грейг-Смит, 1967). В отличие от этого фитоценотическая ординация ранжирует фитоценозы по градациям их сходства и различия вне связи с градиентами среды. И если данные экологической ординации могут быть использованы для экологической индикации, то возможность применения для этой цели данных фитоценотической ординации более чем сомнительна.

Ввиду этого сначала за рубежом, а затем и у нас широкую популярность приобрела так называемая композиционная ординация, при которой концы осей ориентировочно определяются по принципу экологической ординации, а ранжирование вдоль осей описаний фитоценозов — по принципу фитоценотической ординации. Для обоснования «законности» такой подмены принципов (точнее, их эклектического смешения) Б. М. Миркин (1974) выдвинул «принцип тройной верности видов»: «если виды верны общей среде, то они верны друг другу и сходным сообществам». Мы считаем, что это положение неверно. Жесткой сцепленности между изменениями ценозов и среды нет. В настоящее время убедительно доказано (в том числе и самим автором «принципа»), что всегда имеется та или иная степень свободы связи между составом ценозов и средой (Лопатин, 1963; Миркин, Мифтахов, 1963; Миркин, 1967, 1969; Куркин, 1976; Василевич, 1983). Не следует также забывать, что фитоценотическая ординация отражает результат интерференции воздействий на ценозы и ценопопуляции всей совокупности эколого-ценотических факторов (и экотопических, и ценотических, и антропогенных), притом не только друг с другом, но и с факторами историческими (Куркин, 1976), поэтому бесперспективно пытаться на основе фитоценотической ординации «смоделировать» экологическую ординацию ценозов в отношении какого-либо определенного экологического фактора. Здесь необходим прямой градиентный анализ ценозов в отношении этого фактора, и только он!

---

[1] Под ординацией понимается ранжирование видов или сообществ вдоль некоторых осей, определяющих характер варьирования растительности, а под индикацией — определение условий среды по растительности (Миркин, Розенберг, 1978, 1983).

[2] Скаляр — числовой показатель, связывающий две или более характеристики. Скаляры используются для интеграции различных характеристик среды (Грейг-Смит, 1967).

«Бум» композиционной ординации продолжался весьма недолго и вскоре сменился возвратом к прямому градиентному анализу (Миркин, Розенберг, 1978, 1979). Казалось бы, при этом должен был, наконец, проявиться интерес к теоретическому обоснованию методов экологической ординации, но этого не произошло. Внимание оказалось прикованным к совершенствованию лишь «техники» на сей раз уже прямого градиентного анализа, к его формализации, к «выравниванию» данных, к приведению получаемых кривых к «всеобщей колоколообразной форме» (Розенберг, 1979; Миркин, Наумова, 1983). Вскоре, однако, пришлось признать, что все эти «усовершенствования» лишь искажают реальные закономерности распределения видов и фитоценозов по градиентам экологических факторов, что разнообразие экологических кривых нельзя свести к единой колоколообразной форме, что специфика действия экологических факторов предопределяет и специфику форм кривых распределения видов по экологическим градиентам (Куркин, 1976; Василевич, 1984). Поэтому прежде чем ординировать, необходимо глубоко разобраться в сущности и механизме действия того фактора (или комплекса факторов), по отношению к которому проводится ординация. Только после этого становятся ясны те показатели (или объединяющие их скаляры), по которым следует вести экологическую ординацию.

В настоящей статье сделана попытка показать это на примере ординации луговых трав и ценозов по отношению к фактору поемности, в значительной мере определяющему состав и продуктивность пойменных фитоценозов. К сожалению, в последнее время по инициативе уфимской школы геоботаников фактор поемности вообще игнорируется. Последователи этой школы (Голуб и др., 1982; Сипайлова и др., 1982; Кононов, Наумова, 1982; Ахтямов и др., 1982; Сапегин, Онищенко, 1982) ординируют флору и растительность пойменных лугов лишь по отношению к увлажнению, используя для этой цели высотные отметки лугов над урезом воды в русле. Между тем в поймах связь высотных отметок с увлажнением на краткопоемных уровнях, как будет показано ниже, слабая и нарушается варьированием механического состава почвогрунтов, а на низких уровнях она искажается влиянием различий в степени дренированности, поэтому в пойме увлажнение гораздо надежнее, точнее и проще установить без помощи высотных отметок — через растительность по шкалам Л. Г. Раменского. А вот шкал поемности пока нет! И потому особенно важно ординировать фитоценозы пойменных лугов по отношению к фактору поемности с тем, чтобы затем использовать данные ординации в целях индикации степени поемности по растительности.

Поемность оказывает на луговую растительность двоякое воздействие. С одной стороны, она влияет опосредованно — через увлажнение (обеспечивая паводковую влагозарядку почв, повышая уровень грунтовых вод). С другой стороны, она является фактором непосредственной элиминации тех видов, которые не обладают достаточной устойчивостью к паводковому затоплению. Двойственный характер воздействия фактора поемности находит свое отражение в асимметричности конкретных кривых распределения обилия высокорослых конкурентомощных видов: максимум их обилия большей частью смещен в сторону порогов их поемноустойчивости: своего экологического оптимума увлажнения они достигают близ этого порога.

Какие показатели, или скаляры, следует использовать для оценки степени поемности? Обычно для этой цели используется продолжительность затопления в днях. На этом основано разделение в классификации Всесоюзного научно-исследовательского института кормов пойменных лугов на два класса: краткопоемные и долгопоемные, а также более детальные классификации с выделением, в частности, среднепоемных лугов. «Поемноустойчивость» (т. е. устойчивость к паводковому затоплению) различных видов трав также принято оценивать продолжительностью выдерживаемого ими затопления в днях. Несмотря на общепринятость оценки степени поемности продолжительностью паводка (в днях), этот показатель нельзя признать удовлетворительным. Прежде всего необходимо отметить трудности его непосредственного измерения, а также его изменчивость от года к году. Однако даже если бы нам удалось в результате многолетних трудоемких исследований собрать данные о максимальной и среднемноголетней[3] продолжительности затопления изученных лугов, эти данные все же не дали бы репрезентативной экологической характеристики степени поемности. Для растений важна не только продолжительность затопления, но и его глубина (особенно для древесных пород), температура и мутность полых вод, наличие или отсутствие застоя воды после схода паводков, наличие и мощность наилков, образование ими корочки, затрудняющей отрастание (Работнов, 1955; Головко, 1965, 1975; Зеленько, 1968; Куркин, 1968, 1973; Куркин, Крылова, 1978; Евдокимов, 1975; Титов, Нескрябина, 1982).

В частности очень большое экологическое значение имеет температура воды. Ряд авторов (Евдокимов, 1975; Медведский, Струк, 1977; Московченко и др., 1977; Русецкий и др., 1985) считают, что не продолжительность затопления должна служить критерием поемности, а суммы среднесуточных температур. При этом допустимая сумма среднесуточных температур должна отсчитываться не с начала затопления трав, а с момента начала отрастания, наступающего при определенной критической температуре (Московченко и др., 1977). Использование этого критерия затруднено тем, что во время паводков различные виды трав «ведут» себя под водой различно: одни (как, например, тимофеевка луговая) обычно остаются в покоящемся состоянии вплоть до окончания паводка, другие к концу паводков трогаются в рост (лисохвост луговой и др.), а третьи (например, бекмания) развивают плавающие листья (Работнов, 1955; Дыдина, 1961; Куркин, 1968; Куркин, Крылова, 1978).

Помимо температуры полых вод, имеет значение содержание в них растворенного кислорода. Оно зависит не только от температуры, но и от наличия или отсутствия фотосинтезирующих в полой воде листьев. В свое время Л. Г. Раменский (1971) предлагал разделять поемность на основную и остаточную. Основная поемность характеризуется затоплением подвижными мутными водами, богатыми кислородом и имеющими относительно низкую температуру, что способствует перенесению затопления растениями в состоянии покоя. Для остаточной поемности, напротив, характерно затопление тонким слоем стоячей осветленной воды, быстро прогревающейся и теряющей при этом кислород. Это создает для растений с ограниченной «поймовыносливостью»[4] провокационную экологическую ситуацию, содействующую их «пробуждению», выходу из состояния покоя и последующей гибели вследствие анаэробных условий. В связи с этим каждый день остаточной поемности экологически эквивалентен нескольким (или даже многим) дням основной поемности (Куркин, 1973; Куркин, Крылова, 1978), поэтому длительно затапливаемые луга с хорошим дренажем, исключающим остаточную поемность, нередко экологически оказываются менее «долгопоемными», чем краткозаливаемые, но с остаточной поемностью. Примером последних могут служить замкнутые западины среди краткозаливаемых массивов высокого уровня.

Все вышеизложенное крайне усложняет прямую экологическую оценку степени поемности, делает ее практически невозможной, поэтому заслуживает внимания принципиально иной способ экологической оценки степени поемности — путем использования в качестве ее индикатора растительности, исходя из предположения, что она своим составом и состоянием интегрально отражает степень поемности. Иначе говоря, в данном случае мы прибегаем к временному «переворачиванию задачи», прежде чем ординировать растительность по фактору поемности, мы предварительно используем саму растительность для ориентировочного выделения ступеней поемности, по которым затем — на следующем этапе — ординируем ту же растительность уже более строго и количественно точно.

---

[3] Как показывают исследования, состав фитоценозов в пойме определяют в первую очередь максимальные паводки, элиминирующие неустойчивые виды.

[4] Т. А. Работнов (1985) резко критикует термин «поймовыносливость». Он предлагает говорить об устойчивости к поемности или об устойчивости к заливанию полыми водами.

С этой целью мы применили модификацию ценного эвристического метода, разработанного В. И. Василевичем (1980). Он предложил при классификации предварительно интуитивно выделять провизорные единицы, а затем уже на основе объективных количественных критериев оценивать, уточнять и ординировать эти первоначальные интуитивно выделенные единицы.

Ступени поемности мы выделяли не интуитивно, а на основе анализа их положения в экологических рядах по принципу «выше—ниже». Метод экологических рядов в поймах впервые применил В. В. Алехин (1916). Ценность этого метода для оценки степени поемности заключается в том, что в любом локальном топографическом профиле поймы, пересекающем любые элементы пойменного рельефа, «пояса» растительности, расположенные ниже, более долгопоемны, чем смежные с ними вышерасположенные. Для ориентировочной индикации ступеней поемности этого очевидного принципа вполне достаточно. На его основе в 1982 г. мы провели синтез обобщенного экологического ряда поемности на основе описаний профилей, включающих в себя возможно более полный экологический ряд (от особо долгопоемных бессточных днищ глубоких лощин до почти вышедших из режима поемности вершин высоких грив или даже незаливаемых останцов). В итоге мы ориентировочно выделили для условий центральной части Окской поймы следующие 8 ступеней поемности, индицируемые физиономически: 0 — особо долгопоемная — по преобладанию манника большого (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.; 1 — умеренно долгопоемная — по преобладанию канареечника тростникового *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.; 2 — удлиненно среднепоемная — по преобладанию мятлика болотного *Poa palustris* L. и куртинам канареечника тростникового; 3 — собственно среднепоемная — по обилию тимофеевки луговой *Phleum pratense* L. или костреца безостого *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub; 4 — укороченно среднепоемная — по участию ежи сборной *Dactylis glomerata* L.; 5 — умеренно краткопоемная — по участию зопника клубненосного *Phlomis tuberosa* L. и василистника малого *Thalictrum minus* L.; 6 — весьма краткопоемная — с типчаком *Festuca valesiaca* Gaud. и 7 — внепоемная (на останцах) с келерией сизой *Koeleria glauca* (Spreng.) DC.

Исходя из такой ориентировочной индикации, в 1983 г. мы провели количественную ординацию по фактору поемности растительности прирусловой части поймы. С этой целью закладывали нивелировочные профили от вершин прирусловых валов до урезов воды в русле р. Оки. Профили выбирали таким образом, чтобы охватить ими основное разнообразие почвенно-экологических рядов прирусловой части поймы, притом в местах с относительно ненарушенным травостоем, при возможно большей амплитуде высотных отметок. Комплексное изучение каждого профиля включало: 1) выделение пересекаемых им контуров (поясов) растительности; 2) установку вешек (пикетов) по центру каждого контура (пояса); 3) нивелировку пикетов; 4) детальные геоботанические описания каждого контура (пояса); 5) описания почвенных разрезов и агрохимический анализ почв. Профили располагались в пределах Дединовского и Рязанского расширений Окской поймы, где ее высотный диапазон (от меженного уровня воды в русле до отметок пика максимального паводка 1970 г.) примерно одинаков и составляет 7 м. Соответственно этому высотные ступени, эквивалентные ранее ориентировочно выделенным 7 ступеням поемности, оказались здесь равными 1 м. В соответствии с этим геоботанические описания, сделанные на всех прирусловых профилях, были «рассортированы» по высотным ступеням, м: 0—1, 1—2, 2—3, 3—4, 4—5, 5—6, 6—7, приравниваемым к соответствующим ступеням поемности (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6). Ботанические характеристики каждой из ступеней поемности давали раздельно по соответствующим рядам механического состава почвогрунтов. По каждой ступени каждого ряда для каждого вида определяли верхний тертиль проективного покрытия (обилия) и процент постоянства, которые далее интегрировали в следующие ступени индикаторной значимости: ——— при полном отсутствии вида, —— при постоянстве

1—20 %, — при постоянстве 20—40 % (или при такой же сумме процентов постоянства и верхнего тертиля проективного покрытия), ± при сумме процентов постоянства и проективного покрытия 40—60, + при сумме процентов постоянства и проективного покрытия 60—80, ++ при сумме процентов постоянства и проективного покрытия 80—100, +++ доминанты (верхний тертиль более 15 % проективного покрытия) с высоким постоянством (сумма более 100 %).

Анализ полученных диагностических таблиц ступеней поемности показал, что для прирусловой части поймы характерны: 1) редукция особо долгопоемной ступени, выражающаяся в отсутствии типичного для этой ступени манника большого (в связи с отсутствием здесь остаточной поемности); 2) малое обилие и «отжатость» кверху (в сторону более краткопоемных ступеней) таких аллювиофобных злаков, как тимофеевка луговая и, наоборот, повышенное обилие и расширенный высотный диапазон таких аллювиофильных длиннокорневищных злаков, как кострец безостый и канареечник тростниковый (в связи с повышенной аллювиальностью в прирусловой части средних и нижних ступеней поемности).

В центральной и притеррасной частях поймы применение высотного уровня в качестве универсального показателя ординации растительности по фактору поемности невозможно. Ведь если в прирусловой части поймы, непосредственно примыкающей к руслу, освобождение всех ее высотных ступеней идет синхронно со снижением уровня воды в русле, то в первой же за прирусловым валом ложбине ее донная часть в той или иной степени бессточна и, следовательно, обладает остаточной поемностью, нарушая соответствие между высотными отметками над урезом воды и степенью поемности. Ввиду этого для средних и тем более низких уровней центральной и притеррасной частей поймы необходимо искать уже иной, нежели высотные отметки, показатель степени поемности. В качестве такого показателя мы брали степень увлажнения, определяемую через растительность по шкалам Раменского. При этом мы исходили из предположения, что в пойме та или иная степень бессточности (на средних и низких уровнях) предопределяет в примерно равной степени весной величину остаточной поемности, а летом — переувлажнение.

Для проверки этого предположения мы в 1983 г. изучили два профиля. Первый профиль по местоположению типичен для центральной части поймы, но начинается от уреза воды в поперечной протоке, соединенной с р. Окой, что обеспечивает его полную сточность (по типу прирусловья). Напротив, второй профиль был слабо дренирован: начинался от одной из бессточных стариц, уровень воды в которой был на 3.5 м выше, чем в русле р. Оки. В поле каждый профиль по растительности был разбит физиономически на ступени поемности, установленные еще в 1982 г. (см. выше). Нивелировка показала, что в первом профиле все ступени занимают примерно равные высотные интервалы порядка 1 м каждая. Во втором профиле верхние ступени поемности имели «нормальные» высотные интервалы (порядка 1 м), а нижние оказались очень «спрессованными» — высотные интервалы между ними составляли всего 0.15—0.35 м. Коэффициент линейной корреляции высотных отметок со ступенями увлажнения в целом по первому профилю был высок (—0.95), а по второму — значительно ниже (—0.83). Однако когда звенья второго профиля были разделены на два класса поемности (долгопоемный и краткопоемный), то оказалось, что коэффициент корреляции между поемностью и увлажнением краткопоемных звеньев гораздо ниже, чем долгопоемных (соответственно —0.86 и —0.97). Позднее эта закономерность была проверена в центральной части поймы еще на 5 изученных профилях. Результаты оказались аналогичными (табл. 1).

Невысокая корреляция между поемностью и увлажнением на высоких (краткопоемных) уровнях центральной части поймы, видимо, определяется тем, что почвы здесь летом в той или иной мере оторваны от зеркала грунтовых вод и потому их увлажнение в летний период определяется не столько высотными отметками, сколько механическим составом почвогрунтов, который здесь сильно варьирует (от песчано-супесчаного до тяжелосуглинистого), поэтому на высоких (краткопоемных) уровнях высотные отметки, являясь адекватным по-

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты линейной корреляции между поемностью и увлажнением на краткопоемных и долгопоемных уровнях центральной части поймы

№ профиля и год закладки	Коэффициенты корреляции	
	на краткопоемных уровнях	на долгопоемных уровнях
1, 1983	—0.85	—0.91
4, 1984	—0.60	—0.83
5, 1984	—0.43	—0.84
7, 1984	—0.78	—0.93
11, 1984	—0.75	—0.95
В среднем по 5 профилям	—0.68	—0.89

казателем степени поемности,[5] непригодны для использования в качестве показателей степени увлажнения. Напротив, на средних и низких уровнях, находящихся летом в пределах капиллярного подпитывания из грунтовых вод, поемность оказывается органически сопряженной с послепаводковым летним увлажнением, причем эта сопряженность ничем здесь не нарушается, поскольку на этих уровнях преобладают однотипные по механическому составу (тяжелосуглинистые) почвогрунты. В связи с этим на средних и низких уровнях степень их увлажнения является достаточно адекватным показателем степени их поемности.

Вышеизложенное дает дополнительные основания для разделения всех пойменных лугов на два класса поемности, как это принято в классификации, предложенной ВНИИ кормов: в классе краткопоемных лугов показателями поемности являются высотные отметки (над меженным уровнем воды в русле), а в классе долгопоемных — показатели увлажнения. Исходя из этого, мы построили номограмму интегрального скаляра ступеней поемности (см. рисунок).

Сопоставление ботанических характеристик выделенных нами 7 ступеней поемности с ботаническими характеристиками классов поемности, выделенными в ВНИИ кормов, показало, что 4 нижние ступени поемности входят в класс долгопоемных лугов, а 3 верхние — в класс краткопоемных. С учетом этого геоботанические описания, относящиеся к четырем нижним ступеням поемности, были расценены по шкале увлажнения Раменского и выявлены амплитуды увлажнения, соответствующие каждой из этих ступеней. Они составили: для ступени 0 (особо долгопоемная) — от 102 до 85,[6] для ступени 1 (умеренно долгопоемная) — от 85 до 79, 2 (удлиненно среднепоемная) — от 79 до 73 и 3 (собственно среднепоемная) — от 73 до 67 (см. рисунок).

Ступени класса краткопоемных лугов мы характеризуем в долях от полного высотного диапазона поемности (разность между высотными отметками меженного уровня воды в русле и пика максимального паводка 1970 г.). С учетом выявленного нами относительного равенства высотных интервалов между краткопоемными ступенями весь диапазон поемности соответственно общему числу ступеней поемности был разделен на 7.[7] Высотные границы краткопоемных ступеней при этом составили соответственно: ступень 4 (укороченно среднепоемная) — от ${}^4/_7$ до ${}^5/_7$, ступень 5 (умеренно краткопоемная) — от ${}^5/_7$ до ${}^6/_7$ и ступень 6 (весьма краткопоемная) — от ${}^6/_7$ до ${}^7/_7$ всего высотного диапазона поемности (см. рисунок).

При ординации по каждому из изученных нами профилей необходимо было определить высотную границу, разделяющую классы поемности, а также высотные диапазоны краткопоемных ступеней уже не в долях от всего диапазона, а в конкретных высотных отметках. Поскольку высотные диапазоны поемности в различных отрезках поймы различны, то соответственно различными оказались и искомые высотные отметки краткопоемного класса и его ступеней (табл. 2).

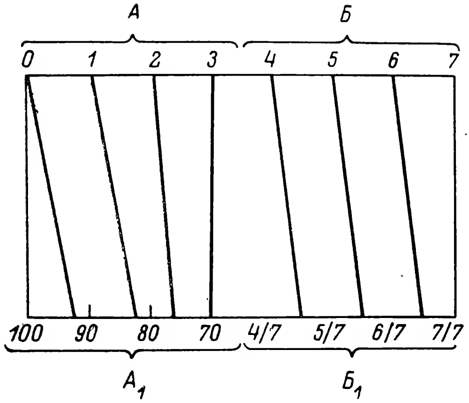
По высотным отметкам все описания каждого профиля, относимые к классу

---

[5] За исключением встречающихся на краткопоемных массивах западин с остаточной поемностью. В ординацию описания эти западины мы не включали.

[6] В пределах этой ступени мы выделили подступень 0—1 при увлажнении от 89 до 85.

[7] Это приемлемо для условий изученной нами Окской поймы и тех пойм крупных рек, где представлены все 7 ступеней поемности.



Номограмма обобщенного скаляра поемности.

0—7 — ступени обобщенного скаляра поемности; *А* — класс долгопоемных лугов, *Б* — класс краткопоемных лугов, A_1 — ступени увлажнения (по шкалам Л. Г. Раменского), $Б_1$ — высотный уровень (в долях высотного диапазона поемности).

краткопоемных, распределялись, исходя из данных табл. 2, по соответствующим ступеням краткопоемности. Для каждой ступени краткопоемности составляли сводную таблицу, в которой по каждому виду на основе верхнего тертиля покрытия (обилия) и процента постоянства выводили уровни значимости.

Описания каждого профиля по высотным отметкам, относимые, согласно табл. 2, к классу долгопоемных, распределяли по ступеням долгопоемности, исходя из показателей увлажнения, определяемых по Раменскому. На основе сводных таблиц по каждой ступени поемности была составлена единая диагностическая таблица, в которой все ступени поемности располагались в один ряд от самой долгопоемной (0) до внепоемной (7). При этом первыми в столбце шли виды, характерные для наиболее долгопоемной ступени (0), затем виды, появляющиеся на умеренно долгопоемной ступени (1), и т. д. В строках для каждого вида указывались уровни его значимости на всех ступенях поемности. Полученную таким образом сводную диагностическую таблицу использовали далее для характеристики и диагностики ступеней поемности по растительности.

Прежде всего на основе этой таблицы была разработана диагностика границы между классами краткопоемных и долгопоемных лугов. Как показывают данные табл. 3, такие весьма обычные и широко распространенные виды, как люцерна серповидная *Medicago falcata*, земляника зеленая *Fragaria viridis*, жабрица порезниковая *Seseli libanotis*, таволожка шестилепестная *Filipendula vulgaris*, гвоздика Фишера *Dianthus fischeri*, подорожник средний *Plantago media* и клевер горный *Trifolium montanum*, встречаются на всех ступенях класса краткопоемных лугов, но полностью отсутствуют на всех ступенях класса долгопоемных лугов. Индикаторами класса краткопоемных лугов могут служить также высокие уровни значимости (++) подмаренника настоящего *Galium verum* и тысячелистника обыкновенного *Achillea millefolium*, а кроме того — встречаемость ежи сборной *Dactylis glomerata*, колокольчика круглолистного *Campanula rotundifolia* и вероники дубровки *Veronica chamaedrys* (см. табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

Высотные отметки класса краткопоемных лугов и его ступеней поемности в различных отрезках Окской поймы

Продольные отрезки Окской поймы	Высотные отметки над меженным уровнем воды в русле р. Оки, см				
	высотный диапазон поемности	граница между классами поемности	высотные диапазоны краткопоемных ступеней		
			4	5	6
Суженный выше г. Коломна	800	456	456—570	570—685	685—800
Дединовское расширение	700	400	400—500	500—600	600—700
Рязанское расширение	700	400	400—500	500—600	600—700
Переход к сужению (в районе с. Казарь)	850	484	484—605	605—725	725—850
Узкий (Казарь-Спасск)	950	544	544—680	680—816	816—950
Ижевское расширение (верхняя часть)	650	372	372—465	465—558	558—651
Переход к сужению (в районе с. Ибердус)	800	456	456—570	570—685	685—800
Устье р. Мокши	850	484	484—605	605—725	725—850

ТАБЛИЦА 3

Индикаторы класса краткопоемных лугов
(в центральной части поймы)

Вид-индикатор	Классы и ступени поемности							
	класс долгопоемных				класс краткопоемных			вне поймы
	0	1	2	3	4	5	6	7
Diantus fischeri Spreng.	———	———	———	———	±	±	±	±
Medicago falcata L.	———	———	———	———	±	±	±	—
Fragaria viridis Duch.	———	———	———	———	+	++	—	—
Filipendula vulgaris Moench	———	———	———	——	±	±	——	———
Seseli libanotis (L.) Koch	———	———	———	———	±	±	±	———
Trifolium montanum L.	———	———	———	———	—	±	±	±
Plantago media L.	———	———	———	———	±	±	—	———
Achillea millefolium L.	———	———	———	±	++	+	+	—
Galium verum L.	———	———	———	±	++	++	+	++
Dactylis glomerata L.	———	———	———	———	——	—	—	———
Campanula rotundifolia L.	———	———	———	———	——	——	——	——
Veronica chamaedrys L.	———	———	———	———	——	—	——	———

Для диагностики (индикации) ступеней поемности был применен комплексный подход. Как известно, существуют два основных метода экологической диагностики (индикации): эколого-физиономический (по доминантам) и флористический (по «верным», «характерным» и «дифференциальным» видам). В последнее время разрабатывается и третий метод — экологических групп (Сабуров, 1984). Мы считаем, что все эти методы не исключают, а взаимодополняют, взаимопроверяют и взаимоуточняют друг друга, поэтому наиболее надежный диагноз всех экологических ступеней должен основываться на синтезе этих трех методов. Вместе с тем метод экологических групп требует, на наш взгляд, некоторых уточнений. Прежде всего не все виды могут использоваться в качестве экологических индикаторов. К ним мы относим лишь виды, достаточно стенотипные в отношении индицируемого фактора. Так, к индикаторам внепоемности (1) мы отнесли виды, которые будучи приурочены к внепоемной ступени встречаются либо только на ней, либо заходят не далее самой краткопоемной ступени (6); 2 — явной краткопоемности — виды, приуроченные к более краткопоемным ступеням (5 и 6) и, как правило, исчезающие уже на ступени 4; 3 — умеренной краткопоемности — виды, имеющие максимум значимости на ступенях 4 и 5, притом не заходящие «ниже» ступени 3; 4 — среднепоемности — виды, максимум уровня значимости которых явно приурочен к собственно среднепоемной ступени; 5 — умеренной долгопоемности — виды, имеющие максимум на ступенях 1 и 2, но исчезающие на самой долгопоемной ступени 0 и не «поднимающиеся» выше ступени 3; 6 — особой долгопоемности — виды с максимумом значимости на самой долгопоемной ступени 0 и не заходящие «вверх» выше ступени 2.

Исходя из этих критериев к индикаторам внепоемности отнесены келерия сизая *Koeleria glauca*, очиток едкий *Sedum acre* L., щавелек *Rumex acetosella* L., ястребинка волосистая *Hieracium pilosella* L., щебрушка тимьяноцветная *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и фиалка трехцветная *Viola tricolor* L. К индикаторам явной краткопоемности отнесены зопник клубненосный *Phlomis tuberosa*, нивяник обыкновенный *Leucanthemum vulgare* Lam., лютик многоцветковый *Ranunculus polyanthemos* L., подорожник ланцетолистный *Plantago lanceolata* L., козлобородник восточный *Tragopogon orientalis* L., лапчатка серебристая *Potentilla argentea* L., василистник малый *Thalictrum minus*, икотник серо-зеленый *Berteroa incana* (L.) DC., полынь равнинная *Artemisia campestris* L., типчак *Festuca valesiaca*, астрагал датский *Astragalus danicus* Retz., келерия Делявиня *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, астрагал нутовый *Astragalus cicer* L., лук круглый *Allium rotundum* L., лук огородный *A. oleraceum* L., свербига восточная *Bunias orientalis* L., короставник полевой *Knautia arvensis* (L.) Coult., истод обыкновенный *Polygala vulgaris* L. Индикаторы умеренной краткопоемности: подмаренник настоящий *Galium verum*, тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium*, люцерна серповидная *Medicago falcata*, хлопушка *Silene cucubalus* Wib., василек луговой *Centaurea jacea* L., таволожка шестилепестная *Filipendula vulgaris*, подорожник средний *Plantago media*. Индикаторы среднепоемности: кострец безостый *Bromopsis inermis*, тимофеевка луговая *Phleum pratense*, подмаренник мареновидный *Galium rubioides* L., хвощ полевой *Equisetum arvense* L., чина луговая *Lathyrus pratensis* L., лютик едкий *Ranunculus acris* L., фиалка собачья *Viola canina* L. Индикаторы умеренной долгопоемности: мятлик болотный *Poa palustris*, чихотная трава *Achillea ptarmica* L., осока лисья *Carex vulpina* L., окопник лекарственный *Symphytum officinale* L., лютик ползучий *Ranunculus repens* L. Индикаторы особой долгопоемности: манник большой *Glyceria maxima*, частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L., хвощ топяной *Equisetum fluviatile* L., осока стройная *Carex acuta* L., рисовидка водяная *Leersia oryzoides* (L.) Sw., вейник ланцетолистный *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, осока пузырчатая *Carex vesicaria* L., чистец болотный *Stachys palustris* L., омежник водный *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., мята полевая *Mentha arvensis* L., дербенник иволистный *Lythrum salicaria* L., жерушник земноводный *Rorippa amphibia* (L.) Bess., зюзник высокий *Lycopus exaltatus* L. fil., рогоз узколистный *Typha angustifolia* L., камыш озерный *Scirpus lacustris* L., сусак зонтичный *Butomus umbellatus* L., ирис водяной *Iris pseudacorus* L., шлемник обыкновенный *Scutellaria galericulata* L., кизляк кистецветный *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., стрелолист обыкновенный *Sagitttaria sagittifolia* L., ежеголовник простой *Sparganium dmersum* Rehm.

На основе доминантного и флористического анализов диагностической таблицы, а также соотношений индикаторов степени поемности, ниже дается следующая комплексная диагностика ступеней поемности:

Ступень 0 (особо долгопоемная): 1) наличие манника большого, частухи подорожниковой, хвоща топяного; 2) высокий уровень значимости осоки стройной; 3) в спектре индикаторов поемности участвуют только показатели особой долгопоемности.

Ступень 1 (умеренно долгопоемная): 1) высокий уровень значимости канареечника тростникового; 2) наличие окопника лекарственного (верный данной ступени вид); 3) появление чихотной травы, пырея ползучего *Elytrigia repens* (L.) Nevski, лисохвоста лугового *Alopecurus pratensis* L., мышиного горошка *Vicia cracca* L., подмаренника мареновидного, лютика ползучего; 4) отсутствие манника большого и частухи подорожниковой; 5) в спектре индикаторов поемности преобладают показатели умеренной долгопоемности.

Ступень 2 (удлиненно среднепоемная): 1) высокий уровень значимости мятлика болотного, канареечника тростникового (куртинами), пырея ползучего и лисохвоста лугового; 2) появление щучки *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv и тимофеевки луговой при отсутствии бекмании и окопника (отличие от ступени 1); 3) в спектре индикаторов поемности в примерно равной степени представлены показатели умеренной долгопоемности и среднепоемности.

Ступень 3 (собственно среднепоемная): 1) в спектре индикаторов поемности полное преобладание среднепоемных видов (с примесью умеренно долгопоемных и умеренно краткопоемных); 2) появление подмаренника настоящего и тысячелистника обыкновенного; 3) увеличение значимости костреца безостого, овсяницы луговой (отличие от ступени 2).

Ступень 4 (укороченно среднепоемная): 1) высокий уровень значимости подмаренника настоящего и тысячелистника обыкновенного; 2) появление хлопушки и целого набора видов, характерных для всего класса краткопоемных лугов (люцерна серповидная, земляника зеленая, жабрица порезниковая, гвоздика Фишера, ежа сборная и др.) — отличие от ступени 3; 3) в спектре индикаторов поемности преобладают показатели умеренной краткопоемности (с примесью показателей среднепоемности).

Ступень 5 (умеренно краткопоемная): 1) высокий уровень значимости земляники зеленой; 2) относительно верными видами являются нивяник обыкновенный, лютик многоцветковый и подорожник ланцетолистный; 3) появление таких индикаторов явной краткопоемности, как зопник клубненосный и василист-

ТАБЛИЦА 4

Экологические спектры индикаторов ступеней поемности в центральной части Окской поймы

Ступени поемности	Район исследований	Суммы значимости индикаторов					
		особой долгопоемности	умеренной долгопоемности	среднепоемности	умеренной краткопоемности	явной краткопоемности	внепоемности
1	Рязанская обл.	1	3.5	0.5	0	0	0
	ОПХ	2	3	0.5	0	0	0
2	Рязанская обл.	0	3.5	2.5	0	0	0
	ОПХ	0	3.5	3.0	0	0	0
3	Рязанская обл.	0	1	4	1	0	0
	ОПХ	0	2	6.5	0.5	0	0
4	Рязанская обл.	0	0	1	7	0	0
5	То же	0	0	0.5	7.5	0.5	0
6	» »	0	0	0	2.5	7.5	0
7	» »	0	0	0	1.5	7.5	2.5

ник малый (отличие от ступени 4); 4) в спектре индикаторов преобладают показатели умеренной краткопоемности (с примесью как среднепоемных, так и явно краткопоемных).

Ступень 6 (весьма краткопоемная): 1) доминирование типчака или всех прочих индикаторов явной краткопоемности (василистника малого, зопника клубненосного, козлобородника восточного, лапчатки серебристой и др.); 2) появление таких индикаторов особой краткопоемности, как икотник серо-зеленый и полынь равнинная; 3) в спектре поемности преобладают показатели явной краткопоемности (с участием показателей умеренной краткопоемности).

Ступень 7 (незаливаемые останцы): 1) верным видом является келерия сизая; 2) высокий уровень значимости полевицы Сырейщикова *Agrostis syreistschikowii* P. Smirn., лапчатки серебристой, щавелька малого, очитка едкого и полыни равнинной; 3) отсутствие жабрицы порезниковой, зопника клубненосного, козлобородника восточного и василистника малого (отличие от ступени 6); 4) в спектре поемности преобладают показатели явной краткопоемности и внепоемности.

С целью оценки надежности полученных диагнозов для ступеней 1, 2 и 3 центральной части поймы были составлены две параллельные диагностические таблицы: 1) по данным профилей на практически неудобряемом фоне (Рязанская обл.) и 2) по данным картирования обильно удобряемых азотом сенокосов опытно-производственного хозяйства (ОПХ) «Красная пойма». Как известно, коэффициент флористического сходства между удобренной и неудобренной модификациями одного и того же фитоценоза может составлять всего 0.1—0.5 (Velich, Strafelda, 1977), поэтому неудивительно, что флористические различия (и по Жаккару, и по Сьеренсену) между удобренными и неудобренными модификациями одной и той же ступени поемности оказались не меньше флористических различий между смежными ступенями поемности (как на неудобренном, так и на удобренном фонах).

Переход от флористического (видового) анализа к экологическому (групповому) показал: 1) почти полную идентичность спектров одной и той же ступени по удобренному (ОПХ) и неудобренному (Рязанская обл.) фонам; 2) четкие изменения этих спектров при переходе от одной ступени поемности к другой независимо от фона (табл. 4). Это связано с тем, что под воздействием удобрений происходит лишь «взаимозамещение» индикаторов одних и тех же ступеней поемности, тогда как при переходе от одной ступени поемности к другой происходит изменение соотношений между индикаторными группами в целом. Таким образом, спектры поемности оказываются весьма «помехоустойчивыми» в отношении антропогенных воздействий.

В притеррасной части поймы корреляция между увлажнением и поемностью по классу долгопоемных лугов оказалась даже выше, чем в центральной части поймы, поэтому естественно, что ординацию их по фактору поемности мы проводили, исходя из увлажнения, определяемого по шкалам Раменского. Диагнозы долгопоемных ступеней притеррасной части (0, 1, 2 и 3) оказались весьма близкими к таковым центральной части поймы, но содержали и специфически «притеррасные» индикаторы. Напротив, на краткопоемных уровнях притеррасной части корреляция между увлажнением и поемностью оказалась крайне низкой. Это связано с тем, что в притеррасной части происходит выклинивание грунтовых вод, причем не столько на долгопоемных, сколько на краткопоемных и внепоемных уровнях, поэтому ординацию по фактору поемности на краткопоемных уровнях притеррасья мы проводили исходя из высотных отметок. Однако полученные на этой основе диагнозы ступеней краткопоемности оказались весьма неопределенными, поскольку в пределах каждой из ступеней поемности увлажнение варьировало в самых широких пределах. С учетом этого мы разработали особую методику «двухступенчатой» диагностики ступеней краткопоемности притеррасья, при которой предварительно определялся «ряд увлажнения». Обоснование и детали этой методики, а также полученные на ее основе двухступенчатые диагнозы будут изложены нами в особой статье.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. Растительность лугов р. Цны и нижнего течения р. Мокши. (Предварительный отчет ботанического исследования лугов Тамбовской губернии). Тамбов, 1916. 36 с. — *Ахтямов М. Ф., Уразметов Р. В., Алимбекова Л. М.* К выделению экологических групп видов методом композиционной ординации. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982, с. 84—94. — *Василевич В. И.* Эвристико-статистический метод классификации растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 18—31. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Василевич В. И.* История и современное состояние количественной геоботаники. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 2, с. 3—11. — *Головко Д.* Коренное улучшение осушенных пойменных лугов. — В кн.: Опыт освоения пойменных земель. М.: Моск. рабочий, 1965, с. 52—90. — *Головко Д. Г.* Земледелие на торфяных и осушаемых пойменных землях. Л.: Колос, 1975. 231 с. — *Голуб В. Б., Розенберг Г. С., Соломещ А. И.* Использование прямого градиентного анализа при изучении растительности дельты р. Волги. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982, с. 45—56. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360 с. — *Дыдина Р. А.* Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа. — Тр. НИИСХ Крайнего Севера, 1961, т. 10, с. 159—250. — *Евдокимов В. А.* К вопросу об установлении длительности стояния воды на пойменных лиманах с луговой растительностью. — Вестн. с.-х. Казахстана, 1975, № 9, с. 80—84. — *Зеленько О. В.* Принципы установления вариантов поемности в пойменных лесах Восточного Предкавказья. — Лесоведение, 1968, № 5, с. 50—57. — *Кононов К. Е., Наумова Л. Г.* Сравнение результатов оценки отношения видов к фактору увлажнения физиологическими и фитоценотическими методами. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982, с. 69—73. — *Куркин К. А.* Требования многолетних трав к водному режиму осушенных земель и пути их удовлетворения. Ч. IV. Различия требований луговых трав к водному режиму осушенных земель в зависимости от видовых и сортовых признаков. — Нов. с.-х. науки и практики (экспресс-информация). М.: ВИНТИСХ МСХ СССР, 1968, № 7, с. 36—42. — *Куркин К. А.* Особенности пойменных земель. В кн.: Пойменные луга СССР. М.: Колос, 1973, с. 57—70. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А., Крылова Н. П.* Приемы улучшения и использования сенокосов и пастбищ в поймах рек (обзорная информация). М.: ВАСХНИЛ, 1978. 100 с. — *Лопатин В. Д.* К вопросу об установлении объема ассоциации и фитоценоза. — Учен. зап. Тартуск. ун-та, 1963, вып. 145, с. 47—50. — *Медведский А. И., Струк И. Р.* Травосмеси для залужения долгопоемных лугов. — В кн.: Мелиорация торфяников и их с.-х. использование. Минск: БелНИИМиВХ, 1977, вып. 3, с. 163—169. — *Миркин Б. М.* Вопросы динамики биогеоценозов речных пойм. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72, вып. 2, с. 56—65. — *Миркин Б. М.* Л. С. Родман. Вопросы изучения пойменных почв по растительности. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 2, с. 285—287. — *Миркин Б. М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с. — *Миркин Б. М., Мифтахов М. Н.* К вопросу о генезисе пойменных почв и его связи с сукцессиями растительного покрова в пойме среднего течения р. Белой. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1963, вып. 1, № 3, с. 74—81. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Градиентный анализ растительности. — Усп. соврем. биол., 1983, т. 95, вып. 2, с. 304—318. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации. — Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1979, т. 3, с. 71—137. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии: М.: Наука, 1983. 134 с. — *Московченко В. М., Демьянчик Б. И., Корчоха Ю. М., Струк И. Р.* Влияние температурного режима полых вод на выживаемость многолетних трав. — В кн.: Мелиорация торфяников и их сельскохозяйственное использование. Минск: БелНИИМиВХ, 1977, вып. 3, с. 117—122. — *Работнов Т. А.* Природные условия пойм европейской части СССР. — В кн.: Луговодство в поймах рек. М.: Сельхозгиз, 1955, с. 7—51. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: МГУ, 1985. 176 с. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 331 с. — *Розенберг Г. С.* Современные представления о характере распределения популяций по градиентам среды как основе ординационных методов. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1129—1137. — *Русецкий А. П., Медведский А. И., Нестеренко Е. К. и др.* Способы мелиорации пойм длительного затопления в Белорусском Полесье. — Гидротехника и мелиорация, 1985, № 3, с. 55—60. — *Сабуров Д. Н.* Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам видов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1984, т. 89, вып. 1, с. 72—82. — *Сапегин Л. М., Онищенко Л. И.* Об особенностях растительности лугов пойм Белорусского Полесья (по результатам композиционной ординации). — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982, с. 95—101. — *Сипайлова Л. М., Соломаха В. А., Горская Т. Г., Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Опыт построения видовой классификации пойменных лугов Украинского Полесья с использованием результатов композиционной ординации. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: БФАН СССР, 1982, с. 74—83. — *Титов Ю. В., Нескрябина Е. С.* Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме реки Хопер. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1385—1390. — *Цыганов Д. Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с. — *Velich J., Strafelda J.* Vyvoj fytocenoz trvalych lucnich porostu pri dlouhodobem intezivnim dusikatem hnojeni. — Rostlinna Vyroba, 1977, r. 23, N 5, S. 503—512.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству,
Луховицы, Московская обл.

Получено 12 VIII 1985

SUMMARY

The degree of flooding can be adequately evaluated neither by the days of high-floods nor the water temperature sums. In the river-bed part of the flood plain the degree of flooding proportionately decreases with the height mark on the flooding gradient (from the boundary cut down of the river-bed water up to the peak of maximal high-floods). In the central part of the flood plain this regularity «works» only at short-term flooding levels. For the long-term flooding meadows, the flooding degree is to be evaluated by the moistening degree.

УДК 581.9 : 633.2 : 634.948

Р. А. Карписонова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СССР И США

R. A. KARPISONOVA. A COMPARATIVE FLORISTIC CHARACTERIZATION OF THE HERBACEOUS COVER OF THE USSR AND THE USA BROAD-LEAVED FORESTS

Широколиственные леса северного полушария — дериваты третичных неморальных лесов, а их травяной ярус — древняя и хорошо сохранившаяся часть сообщества. Во флористическом составе этого яруса наиболее широко представлены примитивные семейства: *Liliaceae*, *Ranunculaceae*, *Polypodiaceae*. Многочисленны моно- и олиготипные роды. В родовом спектре выделяются роды субтропического происхождения (корни флоры), неморальные (ядро флоры) и миграционные элементы: бореальные и из аридных районов. Состав родов имеет большое сходство в разных флористических областях, отмечены викарные и даже общие лесные виды. Выделяются два района наибольшего видового разнообразия неморальной флоры — Восточная Азия и восток Северной Америки. Взаимовлияние их флор было относительно равноправным и происходило в начальном периоде формирования широколиственных лесов. В дальнейшем флоры этих районов развивались автохтонно.

Широколиственные и хвойно-широколиственные леса на территории СССР произрастают в европейской части (леса с господством дуба и липы на равнине и пояса дубовых и буковых лесов в горах Крыма и на Карпатах), на Кавказе (полидоминантные леса Колхиды и Ленкорани, дубовые и буковые леса в горах), в Средней Азии (горные леса с грецким орехом, кленом туркестанским и яблоней), на юге Дальнего Востока (хвойно-широколиственные и широколиственные леса Приморья и Приамурья).

В Северной Америке широколиственные леса занимают большие площади на юго-востоке Канады и на востоке США. В наиболее северных районах это смешанные леса с тсугой, соснами, кленом. Северные Аппалачи заняты в основном лесами из дуба и кленов, южнее распространены леса с преобладанием кленов, липы, дубов. В Южных Аппалачах и на плато Озарк представлены леса с дубом, каштаном, карией. Южнее распространены субтропические леса с буком, магнолией, дубом, хмелеграбом, тюльпанным деревом, с вечнозеленым подлеском и обилием лиан и эпифитов (Fenneman, 1938; Braun, 1950; Keever, 1953; Radford, 1959, 1976; Gleason, 1963; Wood, 1972).

По А. Л. Тахтаджяну (1978), все эти территории входят в состав 5 флористических областей и 11 провинций: Циркумбореальная область — Центральноевропейская, Эвксинская, Кавказская и Восточноевропейская провинции; Восточноазиатская область — Маньчжурская и Сахалино-Хоккайдская провинции; Средиземноморская область — Крымско-Новороссийская провинция; Ирано-Туранская область — Гирканская, Туркестанская и Джунгаро-Тяньшанская провинции и Атлантическо-Североамериканская область — Аппалачская провинция.

Современные широколиственные леса — дериваты листопадных лесов «тургайского» (или аркто-третичного — Arcto-Tertiary) типа, распространенных в третичный период в умеренной зоне северного полушария и сложенных по преимуществу видами неморального комплекса (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Криштофович, 1955; Braun, 1955). Понятие «тургайская флора» имеет прежде всего экологический характер и выражает экологическое сходство среднетретичных флор умеренной зоны, сформировавшихся на единой основе позднемеловых умеренных флор Голарктики (Тахтаджян, 1966; Жилин, 1984).

Флористический комплекс мы понимаем в смысле М. Г. Попова (1963) как совокупность видов и родов, возникших одновременно в определенных экологических условиях и в дальнейшем имевших одинаковую историю. К этому пониманию близки термины «геофлора» (Axelrod, 1958), «флористические группы» (Gleason, 1963; Gleason, Cronquist, 1964), «элемент» (Braun, 1955), применяемые некоторыми американскими ботаниками. Так, флористической группой они считают флору восточных листопадных лесов (Eastern deciduous forest). L. Braun (1955) эту же группу относит к «третичному элементу».

Определяющее влияние на состав современных лесов оказали общее похолодание климата и четвертичное оледенение, охватившее бо́льшую часть территорий, занятых ранее широколиственными лесами, поэтому к настоящему времени лесная неморальная флора наиболее полно сохранилась лишь в рефугиумах Колхиды (Эвксинская провинция), южной части Дальнего Востока (Маньчжурская провинция) и Южных Аппалачах (Аппалачская провинция). Максимальное плейстоценовое оледенение вызвало отступление далеко к югу неморальной флоры, а вслед за ней и бореальной. В эпоху климатического оптимума среднего голоцена повышение температур воздуха вызвало продвижение термофильной флоры обратно в более северные районы, но в этот же период наблюдается и миграция ксероморфных видов в состав лесных сообществ, так как увеличение температуры воздуха вызвало увеличение дефицита увлажнения (Клеопов, 1941; Braun, 1950).

Таким образом, климатические катаклизмы четвертичного периода — волны тепла и холода, сухих и влажных периодов — привели к усилению миграционных процессов. На Дальнем Востоке и в Аппалачах, где меридиональное расположение основных горных хребтов обеспечило беспрепятственное передвижение растений с севера на юг и обратно, сформировались наиболее контрастные смешанные флоры (Braun, 1950, 1955; Криштофович, 1955; Gleason, Cronquist, 1964). В условиях Колхиды, защищенной горами с севера, юга и востока, а с запада — морем, в большей степени сохранилась третичная неморальная флора (Колаковский, 1956).

Широколиственный листопадный лес — один из древнейших из ныне существующих фитоценозов на Земле. Сложившийся как сообщество в третичном периоде этот фитоценоз в некоторых районах северного полушария в относительно малоизмененном виде существует до настоящего времени. Здесь в травяном ярусе под пологом листопадного леса, под защитой древесно-кустарникового яруса сохранились многие древние реликтовые виды, поэтому анализ видового состава травянистых растений широколиственных лесов в разных флористических областях и провинциях позволяет с определенной степенью вероятности восстановить историю современной флоры, пути ее становления, ее связи.

В результате анализа литературных источников и собственных 20-летних наблюдений составлен список видов, произрастающих в травяном ярусе коренных типов широколиственных лесов СССР. В список вошли 551 вид, относящийся к 209 родам 52 семейств. Характеристика этой флоры была приведена в ранее опубликованных работах (Карписонова, 1980, 1985).

Анализ работ американских авторов позволил составить список видов, характерных для травяного яруса широколиственных лесов востока Северной Америки (Аппалачская провинция) (Braun, 1950, 1955; Radford, 1959, 1976; Thorne, 1960; Gleason, 1963; Deam, 1970). В него вошли 262 вида 147 родов, относящихся к 48 семействам. Своеобразный характер имеет состав этих семейств. В среднем каждое семейство представлено 5 видами, причем наиболее широко представлены 3 примитивных (в понимании А. Л. Тахтаджяна) семейства: *Liliaceae*, *Ranunculaceae*, *Polypodiaceae* (табл. 1).

Кроме перечисленных, в лесах встречаются виды и таких примитивных семейств, как *Aristolochiaceae*, *Berberidaceae*, *Dioscoreaceae*, *Fumariaceae* и др. 10 ведущих семейств, составляющих 21 % от общего числа семейств, объединяют 77 родов (около 53 %) и 153 вида (около 59 %). Большинство семейств в основном характерно для умеренной зоны, но представлены и такие преимущест-

ТАБЛИЦА 1

Участие ведущих семейств (число видов) в составе травяного яруса широколиственных лесов различных флористических провинций

Семейство	Бореальное подцарство							Древнесредиземноморское подцарство			
	Центрально-европейская	Эвксинская	Кавказская	Восточно-европейская	Маньчжурская	Сахалино-Хоккайдская	Аппалачская	Крымско-Новороссийская	Гирканская	Туркестанская	Джунгаро-Тяньшанская
Liliaceae	10	16	15	7	21	15	33	9	5	7	4
Ranunculaceae	13	11	10	12	22	8	27	8	4	8	4
Polypodiaceae	9	15	14	7	20	16	16	7	9	4	4
Lamiaceae	10	12	13	9	8	5	9	10	8	8	7
Orchidaceae	7	14	14	11	10	5	7	16	8	4	1
Poaceae	13	13	15	13	12	11	13	9	9	11	11
Asteraceae	9	7	5	6	4	4	12	3	2	6	6
Brassicaceae	5	9	7	6	3	3	11	4	4	2	1
Apiaceae	5	7	5	5	7	4	8	5	5	10	4
Cyperaceae	5	7	8	6	8	4	17	5	8	2	—

венно тропические семейства, как *Commelinaceae*, *Dioscoreaceae*, *Araceae*, *Aristolochiaceae* и др.

Четко прослеживается следующая закономерность: в лесах, в наибольшей степени сохранивших облик третичных лесов (рефугиумы Аппалачской, Эвксинской и Маньчжурской провинций), численно преобладают виды примитивных семейств — *Liliaceae*, *Ranunculaceae*, *Polypodiaceae*, а в лесах, где сильнее сказалось влияние миграционных процессов, увеличивается доля продвинутых семейств — *Poaceae*, *Asteraceae*, *Lamiaceae* (Центральноевропейская, Восточноевропейская, Крымско-Новороссийская, Туркестанская, Джунгаро-Тяньшанская провинции) (см. табл. 1).

Анализ родового спектра травянистых растений лесов Аппалачской провинции показал, что наибольшее число видов здесь насчитывается в родах *Carex* (17), *Trillium* (9), *Dentaria* (7), *Viola* (6). В основном же роды представлены 2—3 видами. Типичны роды монотипные (или двухвидовые) и олиготипные (около 40 %), что характерно и для лесов СССР (Карписонова, 1980). Так, монотипны или насчитывают по 2 вида 26 родов: *Adoxa*, *Aplectrum*, *Anemonella*, *Adlumia*, *Blephilia*, *Brachyelytrum*, *Caulophyllum*, *Cubelium*, *Cymophyllus*, *Dasistoma*, *Diphylleia*, *Erigenia*, *Galax*, *Gillenia*, *Jeffersonia*, *Stylophorum*, *Meehania*, *Medeola*, *Obolaria*, *Phryma*, *Convallaria*, *Sanguinaria*, *Symplocarpus*, *Synandra*, *Trautvetteria*, *Tipularia*. Олиготипны 32 рода и среди них *Panax*, *Disporum*, *Clintonia*, *Streptopus*, *Hepatica*, *Actaea*, *Osmunda*, *Diarrhena*, *Milium*, *Podophyllum*, *Hydrophyllum*, *Collinsonia*, *Uvularia*, *Circaea*, *Pachysandra*, *Matteuccia*, *Cimicifuga*, *Aruncus*, *Waldsteinia*, *Phyllitis* и др. Многие из перечисленных родов третичные, а некоторые и раннетретичные (палеогеновые) реликты (Braun, 1950, 1955; Radford, 1959, 1976).

Большинство родов анализируемых лесных видов востока США состоит в основном из стенотопных лесных видов (мезо- и гигрофитов, теневыносливых или тенелюбивых). Кроме практически всех моно- и олиготипных родов, это такие роды, как *Osmorhiza*, *Sanicula*, *Arisaema*, *Asarum*, *Hexastylis*, *Dentaria*, *Polygonatum*, *Smilacina*, *Trillium*, *Polystichum*, *Astilbe* и другие, в составе которых нет видов сорных, луговых, степных.

Как показал А. И. Толмачев (1974), флора каждого района состоит из разновозрастных элементов. В ее состав входят: 1) пережитки флоры иного типа, корни современной флоры, они старше основного ядра флоры; 2) ядро флоры, сформировавшееся в период ее начального образования; 3) миграционные элементы моложе основного ядра флоры; 4) автохтонные новообразования.

В рассматриваемой группе растений наиболее древними элементами являются роды *Osmunda*, *Dioscorea*, *Adiantum*, *Polystichum* и некоторые другие, восходящие как роды к началу третичного периода, а по некоторым данным — и к мелу(Radford, 1959). Центры видового разнообразия таких родов (21 род — 15 %) в настоящее время находятся в тропиках и субтропиках, что, вероятно, указывает на их тропическое происхождение (Willis, 1973). Среди них выделяются три группы: 1) многовидовые роды-космополиты (*Viola*, *Aristolochia*, *Euphorbia*, *Athyrium*, *Polystichum*, *Thelypteris*, *Prenanthes*); 2) роды, большинство видов которых произрастает в юго-восточной Азии (*Dioscorea*, *Osmunda*, *Arisaema*, *Phyllitis*, *Laportea*, *Panax*); 3) роды, наиболее широко представленные в тропической флоре Америки (*Commelina*, *Adiantum*, *Zephyranthes*, *Tradescantia*, *Cymophyllus*, *Eupatorium*, *Woodwardia*, *Desmodium*). Такой состав родов указывает на наличие древних связей материков Азии и Северной Америки, причем связей в пределах теплоумеренной и субтропической зон. Влияние тропической флоры Южной Америки прослеживается лишь в нескольких семействах, что может свидетельствовать о геологически молодых контактах между материками Северной и Южной Америки (Braun, 1955). Значительное участие в составе лесных трав папоротников и представителей тропических семейств указывает не только на древность, но и на тропические и субтропические корни этой группы видов.

Ядро изучаемого комплекса — неморальные роды — в основном, вероятно, сформировались в олигоцене—миоцене — времени наиболее широкого распространения умеренных листопадных лесов в северном полушарии. В широколиственных лесах востока Северной Америки насчитывается 80 таких родов (54 %) — это *Actaea*, *Asarum*, *Caulophyllum*, *Diphylleia*, *Podophyllum*, *Dentaria*, *Disporum*, *Convallaria*, *Polygonatum*, *Uvularia*, *Trillium*, *Sanicula*, *Circaea*, *Cimicifuga*, *Hepatica*, *Hydrastis* и др. На приуроченность этих родов к неморальному комплексу неоднократно указывалось (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Вульф, 1944; Braun, 1950, 1955; Колаковский, 1956; Gleason, 1963). Большинство видов этих родов произрастает в широколиственных лесах, а центры их видового разнообразия находятся в основном в районах Восточной Азии и востока Северной Америки. К Восточной Азии приурочено наибольшее число видов в родах *Astilbe* (19 из 25), *Aralia*, *Podophyllum* (9 из 10), *Pachysandra* (4 из 5), *Asarum* (около 60 из 70), *Lilium* (около 50 из 80), *Polygonatum* (около 30 из 50), *Aruncus* (9 из 12), *Cimicifuga* (10 из 15) и т. д. В Северной Америке преобладают виды таких родов, как *Dicentra* (15 из 20), *Trillium* (около 25 из 30), *Phlox* (60 из 70), *Sanicula* (23 из 37), *Solidago* (около 98 из 100), *Erythronium* (около 17 из 25), *Dentaria* (около 15 из 20), *Polemonium*, *Actaea*, *Disporum* (Gleason, 1963; Willis, 1973).

Изменения климата в четвертичном периоде вызвали, как уже говорилось, усиление миграционных процессов. Во время плейстоценового оледенения бореальная флора отступила далеко к югу, и в настоящее время в составе флоры широколиственных лесов востока США насчитывается около 6 % (9) бореальных родов. Это роды, виды которых в основном приурочены к хвойным лесам. Большинство из них имеет циркумполярный ареал, некоторые распространены в районах Восточной Азии и Восточной Америки (*Clintonia*, *Claytonia*, *Coptis*).

Ксерические эпохи сопровождались появлением в составе изучаемого комплекса родов ксероморфных (*Phacelia*, *Aureolaria*, *Heuchera*), связанных своим возникновением с прериями и сухими лесами Мексики. Число таких родов незначительно, они составляют лишь 4 %, но их присутствие подчеркивает гетерогенный характер описываемой флоры широколиственных лесов.

Автохтонные новообразования не свойственны современной лесной флоре, так как тень, достаточное увлажнение, стабильность условий под пологом леса способствуют консервации исходных форм.

Определенную группу (32 рода, около 21 %) в лесах составляют обширные роды-космополиты, такие как *Carex*, *Ranunculus*, *Luzula*, *Allium*, *Anemone*, *Angelica*, *Aster*, *Stellaria*, *Cardamine*, *Corydalis*, *Dryopteris*, *Thalictrum*, *Melica*, *Saxifraga*, в них входят виды с разной историей, экологией и ареалами. Лесные виды этих родов, как правило, наиболее примитивные.

Таким образом, родовой спектр описываемого комплекса носит гетерогенный характер, что указывает на длительную и сложную историю его формирования, но ведущее положение занимают роды неморальные, возникшие и развившиеся в составе третичных умеренных листопадных лесов тургайского типа.

Анализ родового спектра трав широколиственных лесов Аппалачской провинции указывает не только на его богатство и гетерогенность, но и на высокий эндемизм. Здесь отмечены 11 эндемичных или почти эндемичных родов травянистых растений (*Anemonella*, *Sanguinaria*, *Galax*, *Erigenia*, *Obolaria*, *Dasistoma*, *Blephilia*, *Collinsonia*, *Synandra*, *Medeola*, *Uvularia*) и 55 эндемичных видов (*Asarum canadense* L., *Hexastylis shuttleworthii* (Britten et Baker) Small., *H. virginica* (L.) Small., *Diphylleia cymosa* Michx., *Jeffersonia diphylla* (L.) Pers., *Adlumia fungosa* (Ait.) Greene, *Dicentra canadensis* (Goldie) Walp., *D. cucullaria* (L.) Bernh., *D. eximia* (Ker.) Torr., *Hydrophyllum appendiculatum* Michx., *Meehania cordata* (Nutt.) Britt., *Allium tricoccum* Ait., *Disporum lanuginosum* (Michx.) Nicholson и др.). Большинство эндемичных видов — представители моно- и олиготипных родов, реликты третичной лесной флоры (Gleason, Cronquist, 1964).

Для сравнения отметим, что в широколиственных лесах Циркумбореальной области среди родов травянистых растений 6 эндемичных (в лесах Центральноевропейской провинции — 5 эндемичных видов, Эвксинской — 26, Кавказской — 4, Восточноевропейской — 3); в Восточноазиатской области — 1 эндемичный лесной род (в Маньчжурской провинции — 24 эндемичных вида, в Сахалино-Хоккайдской эндемичных лесных видов нет); в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях нет эндемичных лесных родов, но в ряде провинций есть немногочисленные лесные эндемичные виды — в основном реликты третичной лесной флоры.

Своеобразие лесной флоры Аппалачской провинции объясняется как ее историей, так и современной географической оторванностью от лесных районов с богатой флорой не только восточного, но и западного полушарий. Леса Аппалачей ограничены с востока и юга геологически молодыми приморскими равнинами с более бедной молодой флорой, с запада — прериями, и только с севера они контактируют с бореальными лесами Канады.

Несмотря на своеобразие флоры Аппалачской провинции, в ее составе отмечено и большое число викарных видов. Среди них *Asarum canadense* (Аппалачи), *A. europaeum* L. (Европа), *A. intermedium* (C. A. Mey.) Grossh. (Кавказ), *A. heterotropoides* Fr. Schmidt (Сахалин); *Diphylleia cymosa* (Аппалачи), *D. grayi* Fr. Schmidt (Дальний Восток); *Sanicula canadensis* L. (Аппалачи), *S. europaea* L. (Европа, Кавказ); *S. marilandica* L. (Аппалачи), *S. rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim. (Дальний Восток); *Panax quinquefolius* L. (Аппалачи), *P. ginseng* C. A. Mey. (Дальний Восток); *Caulophyllum thalictroides* (L.) Michx. (Аппалачи), *C. robustum* Maxim. (Дальний Восток); *Circaea quadrisulcata* (Maxim.) Franch. et Savat. (Аппалачи), *C. lutetiana* L. (Европа, Дальний Восток); *Meehania cordata* (Nutt.) Britt. (Аппалачи), *M. urticifolia* (Miq.) Makino (Дальний Восток); *Hepatica acutiloba* DC. (Аппалачи), *H. asiatica* Nakai (Дальний Восток), *H. nobilis* Mill. (Европа); *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern. (Аппалачи), *A. asiaticus* Pojark. (Дальний Восток), *A. vulgaris* Rafin. (Европа, Кавказ).

Имеются и общие для сравниваемых районов виды: *Milium effusum* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée, *Adoxa moschatellina* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Cypripedium calceolus* L., причем это виды типично лесные, а не эвритопные космополиты.

Особенностью изучаемого состава флоры является его относительное сходство на уровне родов в различных флористических областях. Так, 37 родов (около 25 %) общи для всех областей, среди них такие космополиты, как *Carex*, *Allium*, *Geranium*, *Stachys*, *Poa*, *Ranunculus* и другие роды и ряд неморальных родов: *Dentaria*, *Lilium*, *Polygonatum*, *Circaea* и т. д. Расчет по формуле Жаккара

$$K=\frac{Z}{C}\cdot 100$$

(где Z — число общих родов, а C — общее число родов сравниваемых флор) показал, что наименьшее сходство наблюдается между лесными травянистыми флорами Атлантическо-Североамериканской и Ирано-Туранской областей, но оно достаточно высоко у Атлантическо-Североамериканской и Восточноазиат-

ТАБЛИЦА 2

Сходство родового состава травостоя
широколиственных лесов разных флористических областей

Флористическая область	Сходство состава родов, коэффициент общности Жаккара, %				
	Циркумбореальная	Восточноазиатская	Средиземноморская	Ирано-Туранская	Атлантическо-Североамериканская
Циркумбореальная	100	44.8	62.9	60.7	28.5
Восточноазиатская	44.8	100	38.1	38.7	41.2
Средиземноморская	62.9	38.1	100	58.8	18.5
Ирано-Туранская	60.7	38.7	58.8	100	18.6
Атлантическо-Североамериканская	28.5	41.2	18.5	18.6	100

ской областей (табл. 2). Видимо, взаимосвязь флор Евразии и Северной Америки происходила через Северо-Восточную Азию.

Сходство спектров семейств и родов, многочисленность викарных видов, наличие общих видов являются доказательством определенного единства флор широколиственных лесов востока Северной Америки и Евразии, их взаимных связей, общих ареалов с появлением в дальнейшем разорванных (дизъюнктивных) ареалов. Об активном флористическом обмене между Азией и Америкой написано много (Fernald, 1931; Braun, 1950, 1955; Kornas, 1972; Thorne, 1972). Но в основном считалось, что хотя обмен был двусторонним, но главным источником служила флора Восточной Азии (Тахтаджян, 1978). Изучение центров видового разнообразия большинства родов неморальных трав показало, что эти роды по характеру их ареалов делятся на пять групп: 1) роды, эндемичные для своих областей; 2) роды (их 8), которые имеют более или менее одинаковое число видов в лесах Европы, Азии, Северной Америки (*Hepatica*, *Adoxa*, *Waldsteinia*, *Convallaria* и т. д.); 3) роды, как правило, монотипные или двухвидовые, распространенные лишь в Восточной Азии и на востоке Северной Америки (*Symplocarpus*, *Caulophyllum*, *Diphylleia*, *Jeffersonia*, *Adlumia*, *Meehania*, *Phryma*, *Stylophorum*, *Diarrhena*, *Tipularia*, *Trautvetteria*, *Mitchella*); 4) роды (15) с центром видового разнообразия в Северной Америке, но представленные также в Азии и Европе (*Sanicula*, *Solidago*, *Dentaria*, *Erythronium*, *Polemonium*, *Actaea*) или только в Азии (*Dicentra*, *Disporum*, *Smilacina*, *Trillium*, *Phlox*, *Mertensia*, *Tiarella*, *Amphicarpa*, *Agastache*); 5) роды (их 14) с центром видового разнообразия в Восточной Азии, но встречающиеся, кроме того, в Европе и Америке (*Osmorhiza*, *Asarum*, *Lilium*, *Polygonatum*, *Circaea*, *Cimicifuga*, *Isopyrum*, *Aruncus*, *Lithospermum*) или только в Америке (*Hydrastis*, *Astilbe*, *Aralia*, *Pachysandra*, *Podophyllum*). Если учесть, что центры видообразования второй и третьей групп установить затруднительно, то в целом взаимообогащение флор широколиственных лесов Северной Америки и Восточной Азии было равноправным (насколько можно судить по составу травяного яруса). Связи их флор, видимо, установились в конце мелового—начале третичного периодов и существовали в полосе развития теплоумеренных флор, так как большинство общих родов относится к наиболее примитивным формам, некоторые имеют тропические корни (*Osmunda*, *Laportea*, *Phyllitis* и др.). На древность этих контактов указывает и высокий эндемизм лесной флоры Северной Америки, причем большинство эндемичных родов относится к более продвинутым семействам (*Poaceae*, *Gentianaceae*, *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae* и т. д.), чем общие роды.

Анализ таксономического богатства травяного яруса широколиственных лесов различных флористических провинций показал, что наибольшей видовой насыщенностью характеризуются леса Аппалачской и Эвксинской провинций (соответственно 262 и 227 видов — табл. 3). В этих провинциях в наиболее целостном виде сохранились древние типы леса, в составе флоры которых значительно участие не только видов неморального комплекса, но и раннетретичного субтропического. Для этих лесов также характерно значительное богатство семейств и родов (см. табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Количественный состав травяного яруса широколиственных лесов различных флористических провинций

Провинция	Число		
	семейств	родов	видов
Центральноевропейская	35	103	156
Эвксинская	42	122	227
Кавказская	41	118	206
Восточноевропейская	37	91	146
Маньчжурская	46	117	175
Сахалино-Хоккайдская	31	71	100
Крымско-Новороссийская	35	89	140
Гирканская	35	83	120
Туркестанская	29	66	92
Джунгаро-Тяньшанская	28	57	75
Аппалачская	48	147	262

Наименьшее число видов характерно для лесов Туркестанской и Джунгаро-Тяньшанской провинций, что объясняется различиями не столько в современных климатических условиях (они относительно сравнимы), сколько в климатических условиях прошедших эпох.

Таким образом, современная травянистая флора широколиственных лесов — это сложное единство, в образовании которого принимали участие различные исторические, ценотические и экологические элементы с разными адаптационными возможностями. Однако эдификаторная роль широколиственных пород настолько велика, что в разных географических районах формируются близкие по составу родов и даже видов растительные сообщества. Для них характерна высокая видовая насыщенность, древность их косвенно подтверждается богатством спектров семейств и родов, примитивностью наиболее широко представленных семейств, многочисленностью моно- и олиготипных родов, отсутствием заметного числа молодых видов, наличием реликтов раннетретичной субтропической флоры.

Широколиственные леса разных географических районов являются дериватами третичных листопадных умеренных лесов. Доказательством их образования и развития в близких экологических условиях и в близкие сроки служит флористический состав травяного яруса лесов, 50—60 % видов которого относятся к неморальному комплексу. Многие неморальные роды представлены викарными видами, относительно высок коэффициент родового сходства, во всех географических вариантах лесов имеются не только общие роды, но и виды, как правило, неморальные.

Формирование и развитие неморальных третичных лесов шли, видимо, одновременно как в Евразии, так и в Северной Америке. Лесные флоры этих территорий развивались автохтонно и находились в равноправном взаимодействии, что обусловило не только сходство, но и своеобразие каждой из них.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Жилин С. Г.* Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене-раннем миоцене Казахстана. Л.: Наука, 1984. 112 с. — *Карписонова Р. А.* Флористическая характеристика травянистого покрова широколиственных лесов СССР. — Бюл. Глав. бот. сада АН СССР, 1980, вып. 115, с. 47—51. — *Карписонова Р. А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, вып. 1, с. 183—257. — *Колаковский А. А.* К истории флоры Колхидского рефугиума. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 275—286. — *Криштофович А. Н.* Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955, т. 2, с. 824—844. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. — В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, т. 1, с. 235—297. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основные фитохории позднего мела и палеоцена на территории СССР и сопредельных стран. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 9, с. 1217—1230. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 145 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Axelrod D. I.* Evolution of the Madro-Tertiary geoflora. — Bot. Rev., 1958, vol. 24, N 7, p. 434—508. — *Braun E. L.* Deciduous forests of Eastern North America. Philadelphia: Blakiston Co., 1950. 301 p. — *Braun E. L.* The phytogeography of the unglaciated Eastern United States and its interpretation. — Bot. Rev., 1955, vol. 21, N 6, p. 297—375. — *Deam C. C.* Flora of Indiana. N. Y.: Cramer, 1970. — *Fenneman N. M.* Physgeography of the Eastern United States. N. Y.: McGraw Hill Book Co., 1938. 325 p. — *Fernald M. L.* Specific segregations and identities in some floras of Eastern North America and the old World. — Rhodora, 1931, vol. 33, N 386. p. 25—63. — *Gleason H. A.* The new Britton and Brown Illustrated flora of the north-eastern United States and adjacent Canada. N. Y.; London: Hafner press Macmillan. publ. Co., Inc. 1963, vol. 1—3. — *Gleason H. A., Cronquist A.* The natural geography of plants. N. Y.; London: Columbia Univ. Press, 1964. 420 p. — *Keever C.* Present compositions of some stands of the former Oak-Chestnut forest in the Southern Blue Ridge Mountains. — Ecology, 1953, vol. 34, N 1, p. 44—54. — *Kornas J.* Corresponding taxa and their ecological background in the forests of Temperate Eurasia and North America. — In: Taxonomy, phytogeography, evolution. London: Acad. Press, 1972, p. 37—60. — *Radford A. E.* A relict plant community in South Carolina. — Elisha Mitchell Scientific Society Journal, 1959, N 75, p. 33—34. — *Radford A. E.* Vegetation-Habitats-floras natural areas in the south-eastern US. North Carolina, Chapel Hill, N. C., 1976. 289 p. — *Thorne R. F., Cooperrider T. S.* The flora of Giles Country, Virginia. *Castanea.* — J. South. Appal. Bot. Club, 1960, vol. 29, N 5, p. 46—70. — *Thorne R. F.* Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. — Quart. Rev. Biol., 1972, vol. 47, p. 365—411. — *Willis J. C.* A dictionary of flowering plants, ferns. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1973. 1250 p. — *Wood C. E.* Morphology and phytogeography: the classical approach to the study of disjunctions. — An. Missouri Bot. Gard., 1972, vol. 59, p. 107—124.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 25 VI 1984.

SUMMARY

The paper considers the flora of the herbaceous layer of the deciduous forests of different floristic regions and provinces of the USSR and USA. The heterogeneity, ancient character and relative similarity of this flora in different regions are shown. The existence of two centres of its formation, one in East Asia, the other in North America, is underlined. Both centres have developed autochtonally in active and equal interaction.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 : 56(119)

И. Ф. Удра

О ВОССТАНОВЛЕНИИ СМЕН РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В ЧЕТВЕРТИЧНОМ ПЕРИОДЕ

I. F. UDRA. ON THE RECONSTRUCTION OF THE SUCCESSION OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE QUATERNARY

Рассматриваются недостатки восстановления растительного покрова четвертичного периода на основе одного лишь спорово-пыльцевого анализа. Отмечается необходимость дальнейшего совершенствования методики анализа, интерпретации пыльцевых спектров с обязательным учетом биоэкологических закономерностей расселения растений, их миграционных возможностей.

Выяснение структуры и смен растительных формаций в прошлом является основой реконструкции палеоклиматических и палеоландшафтных изменений и стратиграфии четвертичного периода. Макроостатки растений наиболее достоверно отражают былую флору в определенной местности. Но ввиду отсутствия благоприятных условий для захоронения таких остатков в четвертичных отложениях они встречаются редко, поэтому по макроостаткам трудно выяснить прежний состав растительности обширных регионов, особенно динамику растительности. Для этой цели необходимо дополнительно использовать более массовый и однородный материал, поддающийся статистической обработке. Таким ископаемым материалом являются микроостатки — пыльца и споры растений. Оболочки пыльцы и спор многих растений хорошо сохраняются при фоссилизации и часто массово включены в различные отложения, что можно использовать для восстановления ландшафтной роли растительного покрова в прошлом. Такие преимущества обусловили широкое применение спорово-пыльцевого анализа (СПА) для реконструкции растительности, палеоландшафтов и даже стратиграфии четвертичного периода. Однако этот анализ имеет ряд существенных недостатков, которые затрудняют правильную интерпретацию полученных только этим методом данных и пока не позволяют восстанавливать вполне адекватно состав растительных формаций в прошлом. Недостатки СПА рассматривались неоднократно (Гричук, Заклинская, 1948; Заклинская, 1980; Дорофеев, 1955, 1963; Сладков, 1967). Мы остановимся на тех из них, которые еще мало освещены или же совсем не затронуты. Прежде чем подвергать материалы СПА статистической обработке, необходимо знать и учитывать закономерности продуцирования, рассеивания и фоссилизации пыльцы. Для выяснения сущности давно прошедших природных явлений и процессов применяется метод актуализма. Вот почему так важно досконально знать современные процессы, связанные с состоянием и динамикой природных экосистем, и в частности с растительным покровом. К сожалению, до настоящего времени эти вопросы изучены еще недостаточно, методика их исследований еще мало разработана и этой стороне не уделяется должного внимания (Сладков, 1967). Недостатки метода восстановления растительного покрова по пыльцевым анализам вызваны сложностью выяснения характера образования «пыльцевого дождя» и формирования пыльцевых комплексов в разных по генезису отложениях, самой методикой обработки проб и интерпретацией пыльцевых спектров.

Закономерности современного образования «пыльцевого дождя», площадь его рассеивания (ореолы массового и дальнего рассеивания пыльцы), особенности его последующего перераспределения по территории неизвестны или недостаточно выяснены. Между тем каждый вид имеет различную пыльцевую продуктивность, не адекватную доле встречаемости вида в составе сообщества. Для того чтобы по данным пыльцевых спектров представить повидовую структуру былых формаций, необходимо знать корреляционные соотношения между пыльцевой продуктивностью вида и его обилием. На этой основе с учетом степени сохранности пыльцы при фоссилизации путем расчетов могут быть установлены переводные коэффициенты для определения истинного состава формаций. Для методического выяснения корреляционных соотношений между современной растительностью и производимым ею «пыльцевым дождем», по нашему мнению, необходимо осуществить ряд рецентных анализов в обширном регионе с однообразным ландшафтом и простым набором лесных (например, в Полесье) или степных формаций одновременно с проведением многолетних наблюдений за взвешенной в воздухе пыльцой с помощью пыльцеуловителей. В последующем эти данные должны быть скоррелированы со степенью сохранности в ископаемом состоянии выявленных пород. Такие комплексные исследования еще не проводились.

Нельзя не учитывать воздействие на растительность и соответственно на образование «пыльцевого дождя» локальных «катастроф», например сильное вымерзание более теплолюбивых древесных пород, обширные пожары или наводнения, повреждения вредителями и т. п. Давно известно и исторически зафиксировано губительное воздействие на некоторые доминирующие породы сильных морозов в отдельные годы. Так, K. Rubner (1953) сообщает, что после суровой зимы 1928/29 гг., когда температура понижалась до —35—40 °C, пихта европейская погибла на огромной территории в Польше, Силезии, Судетах и на востоке Германии. О подобном воздействии морозов на деревья дуба, бука, граба в этот же период в европейской части СССР указывает П. С. Погребняк (1968). Значительные повреждения древесных пород вызвали сильные морозы 1887/88, 1928/29 и 1939/40 гг. (Поггенполь, 1896; Мауринь, 1957). Естественно, что после таких повреждений растения десятилетиями не будут образовывать пыльцу. Подобные процессы несомненно сказывались на формировании пыльцевых комплексов в прошлом.

Для более достоверной интерпретации пыльцевых спектров нужны видовые определения растений по пыльце. Как отмечают палинологи (Гричук, Заклинская, 1948; Сладков, 1967, и др.), видовые определения по ископаемой пыльце во многих группах трудноосуществимы, а для многих видов они невозможны. Такое положение обусловлено слабой изученностью современной пыльцы (Сладков, 1967), различной степенью ее сохранности при фоссилизации. Так, пыльца видов семейств *Myricaceae* и *Rosaceae*, подсем. *Juniperoideae*, родов *Larix*, *Abies* и ряда травянистых видов рода *Poa* в ископаемом состоянии очень слабо сохраняется. Плохо сохраняется при захоронении пыльца многих широколиственных пород (*Acer*, *Fraxinus*, *Ulmus*, *Juglans*) и кустарников (*Cornus*, *Euonymus*, *Lonicera*, *Rhamnus*, *Spiraea*, *Viburnum*). По-видимому, у пыльцы всех энтомофильно опыляемых видов в условиях захоронения быстро теряется сохранность. При этом следует заметить, что варьирование процента сохранности пыльцы одного и того же вида в разных геологических слоях и соответственно в различных условиях ее захоронения значительно. Это явление при анализе, как правило, не учитывается, и методически не разработано. Почти совсем не сохраняется пыльца рода *Populus*, виды которого нередко образуют обширные сообщества. Все это свидетельствует о серьезном методическом недостатке GПА. Устранить его для многих видов (за исключением монодоминантных широкоареальных видов рода *Larix*) с помощью корреляционных поправок едва ли возможно, учитывая многообразие условий захоронения пыльцы и различную степень участия отмеченных видов в сообществах. Для этого необходимо проводить сложнейшие и многочисленные сравнительные исследования в различных регионах и зонах.

Следующим недостатком данного метода выступает трудность определения дальности переноса пыльцы за пределы ареалов видов растений по направлению господствующих ветров. Современными исследованиями доказано (Сладков, 1967), что в подветренные районы в зависимости от силы ветра заносится от 10 до 50 % и более пыльцы. Например, в Черноморском заповеднике произрастают рощи из дуба, березы, ивы. Однако их пыльца в поверхностных пыльцевых спектрах не отражена (Зубець, 1971). Видимо, пробы были взяты с наветренной стороны от этих рощ. Напротив, на совершенно безлесной территории Арабатской Стрелки поверхностные пробы содержали пыльцу древесных пород (до 2 %), которые произрастают в Крымских горах за 100—130 км от места отбора проб. В степном заповеднике «Каменные могилы» обнаружена пыльца граба и клена, которая могла быть занесена с Северного Кавказа. Это, видимо, вызвано господствующими южными ветрами во время пыления древесных пород. Территория же Черноморского заповедника находится под воздействием ветров, дующих с моря. Они не захватывают сопредельных облесенных пространств со взвешенной в воздухе древесной пыльцой. Однако учесть эти особенности разноса пыльцы в разные эпохи методом актуализма невозможно, так как произвести реконструкцию направлений господствующих ветров в период цветения растений в далеком прошлом за редким исключением (палеодюны) нереально.

На формировании пыльцевого комплекса отражаются дальний занос пыльцы по воздуху и течением рек, дальнейшее ее переотложение и перевевание. Занос пыльцы сосновых, ольхи, берез и некоторых других видов по воздуху на сотни и даже тысячи километров отмечают многие исследователи (см. обзоры: Сладков, 1967; Удра, 1982а). Дальняя транспортировка и переотложение пыльцы текучими водами сильно искажают пыльцевые спектры, полученные из аллювиальных отложений пойм крупных рек. Как пишет Р. В. Федорова (1952), по таким смешанным спектрам трудно определить даже зональную принадлежность исследуемого района. Пыльца хвойных пород с воздушными мешками долго плавает по поверхности водоемов и сгоняется ветром к берегам. В таких местах происходит ее концентрация при захоронении, что должно учитываться СПА. На окончательное формирование пыльцевого комплекса влияет переотложение пыльцы при многовековой эрозионной деятельности. Пока нет достаточно надежного критерия разделения переотложенной пыльцы, хотя практически нет проб без заносной пыльцы (Сладков, 1967).

Имеются существенные пробелы в познании особенностей формирования пыльцевых комплексов в различных по генезису осадках, а между тем выяснение путей формирования этих комплексов в зависимости от генезиса осадков должно быть непременным условием при обоснованной интерпретации результатов СПА (Сладков, 1967). Несоблюдение этого принципа ведет к существенным ошибкам и разногласиям между исследователями по поводу интерпретации СПА одного и того же стратиграфического разреза, например у с. Крукеничи (Гричук, Гуртовая, 1981). Из-за неодинаковой сохранности пыльцы в различных отложениях в целях сравнимости результатов СПА необходимо учитывать и указывать в работах абсолютное содержание пыльцы в стандартной навеске. Для устранения большинства указанных недостатков СПА рекомендуется применять метод «пыльцевых картин», т. е. предлагается усреднять данные не менее чем десяти пыльцевых диаграмм (Гричук, Заклинская, 1948). На практике это трудноосуществимо и не всегда применяется (Заклинская, 1980). Попытки устранить отмеченные недостатки СПА с помощью исследований характера формирования современных пыльцевых спектров пока не дают желаемого результата. Предварительно установленные поправочные коэффициенты в большинстве случаев несопоставимы в пределах зоны или региона (Заклинская, 1951; Николаева-Прохорова, Шаландина, 1973; Арап, 1976) и интуитивны (Сладков, 1967). Из-за слабой изученности данного вопроса обобщенные показатели пока отсутствуют даже по зонам.

Увеличение степени достоверности реконструкции растительного покрова, по нашему мнению, можно было бы достигнуть с помощью видовых определений ископаемой пыльцы. Однако, как было отмечено ранее, многие растения по пыльце практически не могут быть определены до вида. Но при усовершенствовании методики СПА с максимальной возможностью нужно стремиться к выделению характерных и индикаторных видов растений по ископаемой пыльце, что даст возможность более объективно реконструировать растительный покров до формаций. Пока же СПА позволяет по соотношению пыльцы древесных и травянистых растений с учетом поправочных коэффициентов достоверно выявить степень облесенности исследуемых регионов и самый общий набор растений для огромной территории в пределах 300—500 км². Как отмечает Е. А. Мальгина (1952 : 83), даже с помощью рецентных спектров можно только выделить зональный характер растительного покрова, а уже «подзоны выделяются менее определенно». Для вычленения формаций и более низких таксономических рангов растительных сообществ необходимы уже видовые определения пыльцы и более тщательные корреляционные расчеты наряду с очень осторожной интерпретацией результатов СПА.

Несмотря на отмеченные существенные недостатки СПА, данные о растительном покрове и его сменах, полученные с его помощью, палеогеографы используют для реконструкции палеоландшафтов, а геологи — для стратиграфии четвертичного периода. По пыльцевым диаграммам делаются попытки восстановить ареалы растений, направления и пути миграций, центры расселения отдельных видов и их сообществ. К какому результату приводят такие попытки, можно показать на примере выяснения характера миграции ели в работах Л. Р. Серебрянного (1974) и К. А. Оргла (1983), хотя в основе их лежат почти одни и те же пыльцевые диаграммы. Если по данным Серебрянного очаг расселения ели находился на Валдайской возвышенности, то Оргла относит к центру расселения ели более северные районы — в бассейнах рек Онеги и Северной Двины. Направление миграции ели из-за этого изменилось с западного на юго-западное. Вызывают сомнение темпы миграций древесных растений, при которых ель достигает северных рубежей ареала позже, чем широколиственные породы. В свою очередь С. Л. Троицкий (1982) считает, что выявление миграционных последовательностей характерных и показательных видов, родов и сообществ является главным методом расчленения четвертичных разрезов и их корреляции. На его базе строятся разные концепции — климатостратиграфическая (Зубаков, 1968), миграционно-климатическая (Троицкий, 1982) и др. В основе выдвигаемых концепций лежит тезис о быстрых изменениях растительности (лесов), синхронных изменениям климата, что якобы подтверждается пыльцевыми анализами. По мнению сторонников таких направлений, неоднократные оледенения и катастрофические похолодания заставляли лесные формации и даже флоры быстрыми темпами мигрировать на весьма далекие расстояния за короткие периоды. Так, И. И. Краснов (1968 : 238) считает доказанным, что «во время оледенений флора полностью исчезала на огромных территориях и успевала вновь расселиться за очень короткие промежутки времени. Об этом свидетельствуют спорово-пыльцевые диаграммы, по которым видно, что в голоцене высокоарктические тундровые ассоциации за 5—7 тыс. лет сменились на смешанные леса с большой примесью широколиственных пород». Нереальность приведенных выше суждений о формировании растительного покрова и флоры не вызывает сомнений (Удра, 1982а). Против таких представлений о сменах растительности в прошлом не могли не выступить те ботаники, которые знают и учитывают в своих работах биоэкологические закономерности расселения растений, их миграционные возможности (Вульф, 1932; Васильев, 1961, 1963; Ильин, 1963, и др.). Так, М. М. Ильин (1963) отмечал, что расселение растений — весьма медленный процесс, происходящий в соответствии с морфологическими и физиологическими перестройками. Н. Ф. Комаров (1951 : 17) писал, что «если в прошлом действительно имела место неоднократная смена климатических условий, да притом еще с чередованием влажных и континентальных периодов, то она не только не могла способствовать передвижению на значительные расстояния новых флор, но, наоборот, делала бы это совершенно невозможным».

Пыльцевые комплексы не всегда могут синхронно с глобальными изменениями климата отражать смены растительности из-за реально существующих сингенетических и эндодинамических сукцессий. Эти сукцессии в основном вызваны эдафическими условиями и внутренними процессами развития фитоценозов. Комаров (1951) относил их к процессам «саморазвития»; многие исследователи (Морозов, 1908, 1926; Кашкаров, Коровин, 1931, и др.) еще до него учитывали возможность смен растительности под влиянием изменений эдафических условий и биологических свойств эдификаторных пород. При таких сменах климат остается относительно стабильным, т. е. смены проходят на фоне не изменяющегося в глобальном понятии климата. Еще Г. Ф. Морозов (1908) показал возможность смены дубовых лесов еловыми вследствие большей теневыносливости ели и оподзоливания ею почв, в результате чего дуб не восстанавливается и постепенно отступает с занимаемых мест. Аналогичные процессы мы отмечали на юге Дальнего Востока (Удра, 1969, 1973). Без учета таких смен невозможно правильно решить вопрос о конкретной роли климата. Поэтому миграционно-климатическая концепция сильно упрощает или же искажает развитие природных процессов в прошлом. Комаров (1951) считал, что по существу она отрицает эволюцию внутри растительного сообщества и любое изменение сводит к простым перемещениям под давлением климатических перемен. Некоторые исследователи обращают внимание на важность выяснения роли процессов саморазвития природы при палеогеографических реконструкциях. Так, А. А. Свиточ (1984 : 5) пишет: «Отрицание элементов саморазвития природы ведет к крайне упрощенному детерминистскому объяснению эволюции природы как результату воздействия примата внешних сил, а не совокупности борьбы противоположностей внешнего и внутреннего процессов».

Болотные системы, особенно верховые болота, являющиеся основным источником информации для палеопалинологических работ, также подвержены процессам саморегуляции. Их развитие на стадии расширения проходит вне связи с климатической и даже ландшафтной обстановкой (Боч, Мазинг, 1979; Лисс, Березина, 1981). В свою очередь мощные болотные системы, как, например, Западно-Сибирская, непосредственно оказывают влияние на окружающий климат и ландшафты. М. И. Нейштадт и Л. К. Малик (1980 : 29) считают, что даже «в современную эпоху под влиянием болот меняются границы географических зон, типы леса и частично фауна». И если на такие болотные территории накладывается влияние тектонических движений, тогда невозможно выявить, какие непосредственно причины в прошлом вызвали смены растительности в этом регионе. В данном случае сукцессии могли быть обусловлены изменениями гидрологического режима вследствие тектонических движений, а не вызывались глобальным изменением климата.

Многие исследователи сомневаются в широких возможностях СПА. Так, академик В. Н. Сукачев с сотрудниками (1965 : 55), который один из первых в нашей стране использовал эту методику для выяснения истории лесов и постоянно работал в этой области, пришел к выводу, что «во многих случаях один спорово-пыльцевой метод может привести к неправильным выводам». Американский палеогеограф Е. Диви (1969) отмечает, что хотя стратиграфия, основанная на данных СПА, разработана, однако понимание закономерностей изменения растительности остается такой же иллюзией, как и раньше.

Сторонники ледниковой гипотезы нередко выступают за учет всех фактов при решении палеогеографических проблем. Краснов (1968 : 238) призывает искать истину «на основе широкого, комплексного анализа всего известного фактического материала, свидетельствующего не только в пользу, но и против данной гипотезы». На деле же они отвергают или же игнорируют противоречащие этой гипотезе фактические данные и выводы по смежным наукам. Сам Краснов (1968 : 239) критикует ботаников-географов (исследователей, которые наиболее компетентно могут делать выводы по данному вопросу) за их приверженность к мнению о медленном расселении растений и пишет, что их точка зрения «находится в явном противоречии не только с данными стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии, но, как видно, и с данными спорово-пыльцевого метода». Косвенные методы выяснения миграций флор по одним пыльцевым спектрам не способны помочь в решении этой проблемы, а, напротив, приводят к порочному кругу предположений (Удра, 1985а). Особенно недопустима недооценка биогеографического материала, который по своей значимости в решении палеогеографических задач должен быть основополагающим. Ведь процессы, обусловливающие развитие и смену поколений у семенных растений (опыление, оплодотворение и образование семян, диссеминация, период ювенильного развития), проходят закономерно и имеют генетически и биоэкологически допустимые временные и пространственные пределы, которые можно вычислить. Миграционные возможности древесных растений, являющихся сильными эдификаторами и основным компонентом растительности на Земле, зависят от эффективного (при определенной массовости и жизнеспособности семян) расстояния диссеминации или точнее от реальной дальности появления сеянцев и подроста от материнских особей и от длительности их ювенильного развития, заканчивающегося возрастом полноценного плодоношения. По их соотношению мы вычислили миграционную скорость у представителей лесных формаций умеренной зоны (Удра, 1982а, б, 1985б). Полученные нами данные уже в цифровых показателях подтверждают вывод о медленных темпах миграции у многолетних семенных растений и не согласуются с мнением сторонников неоднократных и далеких перемещений отдельных видов растений, а тем более формаций и флор за относительно короткие геологические периоды. В свою очередь миграционные скорости лесообразующих пород позволяют определять временные периоды, в течение которых действительно могли происходить смены растительного покрова в прошлом. Для выяснения истории растительного покрова последних эпох палеоботанические сведения о реликтовых и эндемичных растениях особо важны, так как по их миграционным возможностям можно точнее представить себе временные периоды прошедших смен, центры их существования или зарождения и дальнейшие пути их миграций вплоть до настоящего времени. При этом наряду с использованием данных по макроостаткам необходимо анализировать пыльцевые спектры до видового уровня. К сожалению, работы в этом направлении только начались. Для воссоздания достоверной природной обстановки прошлого необходим объективный массовый материал. Таких данных еще недостаточно. Пыльцевые же диаграммы, выполненные до 50-х годов, имеющие серьезные методические недостатки, по мнению Е. Д. Заклинской (1980), вряд ли целесообразно использовать для реконструкции растительности. Необходимы дальнейшие исследования вопросов миграций растений, на что указывают и палеогеографы (Диви, 1969; Серебрянный, 1978).

Исходя из вышерассмотренного, следует считать, что попытки воссоздать реальную динамику растительного покрова четвертичного периода только по пыльцевым спектрам на современном уровне их методического обоснования нереальны. Эти задачи не будут решены до тех пор, пока не будут устранены серьезные методические недостатки СПА и его интерпретации. Для реконструкции достоверной природной обстановки прошлого необходимо обязательно учитывать биоэкологические закономерности расселения многолетних семенных растений, их миграционные возможности, характер видообразования и формирования сообществ, эндемизм и реликтовость флоры, а также геологическую историю отложений наряду с видовыми определениями микро- и макропалеоботанических остатков.

ЛИТЕРАТУРА

Арап Р. Я. Спорово-пыльцевые исследования поверхностных проб почвы растительных зон равнинной части Украины: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1976. 25 с. — *Боч М. С., Мазинг В. В.* Экосистемы болот СССР. М.: Наука, 1979. 187 с. — *Васильев В. Н.* О миграционных гипотезах и видообразовании. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 11, с. 1584—1600. — *Васильев В. Н.* Реликты и эндемы северо-западной Европы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 239—284. — *Вульф Е. В.* Введение в историческую географию растений. М.: ОГИЗ — Сельхозгиз, 1932. 355 с. — *Гричук В. П., Гуртовая Е. Е.* Межледниковые озерно-болотные отложения у с. Крукеничи. — В кн.: Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. М.: Наука, 1981, с. 59—91. — *Гричук В. П., Заклинская Е. Д.* Анализ ископаемой пыльцы и спор и их применение в палеогеографии. М.: ОГИЗ—Географгиз, 1948. 223 с. — *Диви Е.* Палеогеография суши в плейстоцене. — В кн.: Четвертичный период в США. Т. 2. М.: Мир, 1969, с. 266—270. — *Дорофеев П. И.* Несколько замечаний к рисс-вюрмской флоре окрестностей г. Галича. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 3, с. 366—375. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 5—180. — *Заклинская Е. Д.* Материалы к изучению современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений (широколиственный и смешанный лес). — Тр. Ин-та геол. наук АН УССР, 1951, вып. 127, с. 1—98. — *Заклинская Е. Д.* Спорово-пыльцевой анализ и палеопалинология. — В кн.: Палинология в СССР. Л.: Наука, 1980 с. 7—9. — *Зубаков В. А* Климатостратиграфия плейстоценовых (четвертичных) отложений и ее основные проблемы. — В кн.: Проблемы стратиграфии и палеогеографии: Тр. ВСЕГЕИ, 1968, т. 143, нов. сер., с. 183—204. — *Зубець Р. Я.* Спорово-пилкові дослідження поверхневих шарів грунту степової частини України. — Укр. бот. журн., 1971, т. 28, № 2, с. 192—198. — *Ильин М. М.* Полиплоидия, видообразование и миграция. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 181—238. — *Кашкаров Д. Н.*, *Коровин Е. П.* Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны Средней Азии. — Журн. экол. и биоценол., 1931, т. 1, вып. 1, с. 28—87. — *Комаров Н. Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. — Зап. ВГО СССР, нов. сер., 1951, т. 13. 326 с. — *Краснов И. И.* Дискуссионные вопросы ледниковой теории и антигляциализм. — В кн.: Проблемы стратиграфии и палеогеографии: Тр. ВСЕГЕИ, 1968, т. 143, нов. сер., с. 226—251. — *Лисс О. Л.*, *Березина Н. А.* Болота Западно-Сибирской равнины. М.: Изд-во МГУ, 1981. 200 с. — *Мальгина Е. А.* Спорово-пыльцевые спектры поверхностных проб из различных географических зон Поволжья. — Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1952, вып. 52 (7), с. 73—90. — *Мауринь А. И.* Хвойные экзоты Латвийской ССР. Рига: Изд-во ЛатвССР, 1957. 120 с.— *Морозов Г. Ф.* Несколько общих замечаний о смене пород. — Лесной журн., 1908, т. 38, вып. 2, с. 23—39. — *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. Изд. 3-е. М.; Л.: Госиздат, 1926. 138 с. — *Нейштадт М. И.*, *Малик Л. К.* Прошлое, настоящее и будущее западносибирских болот. — Природа, 1980, № 11, с. 24—35. — *Николаева-Прохорова К. В.*, *Шаландина В. Т.* Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 11, с. 1619—1627. — *Оргла К. А.* Опыт использования тренд-анализа в целях палеоботанических реконструкций (на примере расселения ели на северо-западе Восточно-Европейской равнины). — В кн.: Палинология в геологических исследованиях Прибалтики и Балтийского моря. Рига: Зинатне, 1983, с. 19—23. — *Поггенполь В. А.* Результаты фитофенологических наблюдений над фазами развития дикорастущих и культурных растений в окрестностях г. Умани Киевской губ. Одесса, 1896. 48 с. — *Погребняк П. С.* Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 211 с. — *Свиточ А. А.* Актуальные вопросы палеогеографии плейстоцена. — Вестн. МГУ, 1984, сер. 5, геогр., № 1, с. 1—7. — *Серебрянный Л. Р.* Миграция ели на востоке и севере Европы в поздне- и послеледниковое время. — Бюл. Комис. по изуч. четвертич. периода, 1974, вып. 41, с. 16—29. — *Серебрянный Л. Р.* Динамика покровного оледенения и гляциоэвстазия в позднечетвертичное время. М.: Наука, 1978. 240 с. — *Сладков А. Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 260 с. — *Сукачев В. Н.*, *Горлова Р. Н.*, *Метельцева Е. П. и др.* Новые данные о межледниковой флоре Центральной части Русской равнины. — Бюл. МОИП, 1965, т. 70, вып. 1, с. 55—81. — *Троицкий С. Л.* Основные положения миграционно-климатической концепции. — В кн.: Проблемы стратиграфии и палеогеографии плейстоцена Сибири. Новосибирск: Наука, 1982, с. 6—10. — *Удра И. Ф.* Особенности взаимоотношений дубняков с темнохвойными лесами на островных горах Приамурья. — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969, с. 213—219. — *Удра И. Ф.* Вековые сукцессии в дубовых лесах Приамурья. — В кн.: Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Вопросы географии Дальнего Востока, 1973, 12, с. 261—270. — *Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 8, с. 1047—1059. — *Удра И. Ф.* Интерпретация палеогеографической обстановки Полесья и окружающих его районов на основе ботанических данных. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 1, с. 94—100. — *Удра И. Ф.* Достоверность воссоздания палеогеографической обстановки согласно миграционно-климатической концепции. — В кн.: V съезд ГО Украинской ССР. Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1985а, с. 90—91. — *Удра И. Ф.* Естественное расселение древесных гемианемохоров. — Бюл. ГБС АН СССР, 1985б, вып. 137, с. 6—9. — *Федорова Р. В.* Распространение пыльцы и спор текучими водами. — Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 1952, вып. 52, с. 46—72. — *Rubner K.* Die pflanzengeographischen Grundlagen Waldbaues. Berlin, 1953. 583 S.

Отделение географии ИГФ АН УССР,
Киев.

Получено 3 IV 1984.

УДК 581.84

А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ НЕСТИМУЛИРОВАННЫХ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) В СВЯЗИ С СЕКРЕЦИЕЙ

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN THE UNSTIMULATED DIGESTIVE GLANDS OF *PINGUICULA VULGARIS* (*LENTIBULARIACEAE*) IN RELATION TO SECRETION

Секреторные клетки пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* сохраняются интактными в течение всей жизни листа. При переходе к синтезу и секреции гидролитических ферментов на заключительной стадии специализации в них значительно возрастает парциальный объем гранулярного эндоплазматического ретикулума, тогда как плотность распределения свободных рибосом не увеличивается. Сделан вывод, что синтез гидролаз локализован на мембранно-связанных рибосомах. Транспорт их в места хранения — слизистый слой и вакуоли — происходит, вероятно, несколькими путями, с участием или без участия аппарата Гольджи. Показан экзоцитоз содержимого вакуолей с гидролазами в слизистый слой. Эккриновая и голокриновая секреция маловероятна. Сделан вывод, что по структуре и химическому составу слизистый слой секреторных клеток железок отличается от лабиринта оболочки, однако, как и у последнего, находящиеся в слизистом слое эвагинации цитоплазмы служат, очевидно, для увеличения активной поверхности плазмалеммы секреторных клеток, в частности для секреции ионов и поглощения продуктов переваривания.

В последние годы сведения о биологии насекомоядных растений были значительно расширены благодаря применению методов электронной микроскопии, цитохимии и авторадиографии (Y. Heslop-Harrison, 1975, 1976; Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1981; Васильев, 1977; Robins, Juniper, 1980a, b, c, d, и др.). Электронно-микроскопические исследования пищеварительных (сидячих) железок *Pinguicula bakeriana* были начаты A. Vogel (1960, цит. по: Y. Heslop-Harrison, Knox, 1971), который обнаружил в секреторных клетках их головки своеобразные лейкопласты, окруженные почти сплошным футляром из цистерн эндоплазматического ретикулума (ЭР), а также протуберанцы оболочки. Позднее более детально ультраструктуру пищеварительных железок на заключительной стадии развития у *P. grandiflora*, *P. ionantha* и *P. moranensis* изучали Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (Y. Heslop-Harrison, 1975, 1976; Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1981). На основании полученных ультраструктурных данных, а также данных цитохимии авторы пришли к выводу, что у видов рода *Pinguicula* гидролитические ферменты (кислые протеазы, кислая фосфатаза, эстераза и др.), осуществляющие переваривание насекомых, откладываются в период развития железок преимущественно снаружи от плазмалеммы секреторных клеток в особом богатом пектином компартименте, называемом авторами губчатым слоем, который они рассматривают как лабиринт оболочки; в меньшей степени накопление гидролаз отмечается ими в вакуолях. Из клеток головки железок ферменты выводятся на поверхность листа вместе с водой в виде пищеварительной жидкости только после соприкосновения с насекомым, которое приклеивается к листу липкой слизью, выделяемой стоячими слизевыми железками.

Относительно локализации синтеза (на свободных или мембранно-связанных рибосомах) и механизмов секреции гидролаз в места хранения (голокринового, гранулокринового или эккринового) полной ясности пока нет. Противоречивы также указания на роль аппарата Гольджи в осуществлении секреторного процесса. Первоначально Y. Heslop-Harrison (1975, 1976) предполагала голокриновую (без участия аппарата Гольджи) секрецию: гидролазы, находящиеся в периферической гиалоплазме, попадают в периплазматическое пространство (за плазмалемму) в результате изоляции цитоплазматических выростов и последующего разрушения ограничивающей их мембраны. Автором не исключалась также и везикулярная секреция или выведение белков из полостей цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) непосредственно в периплазматическое пространство за счет образования анастомозов их мембран с плазмалеммой. Однако последние представления противоречат трактовке губчатого слоя как лабиринта оболочки (Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1981), структуры, специализированной для эккриновой (мономолекулярной) секреции через плазмалемму. Именно такая роль приписывалась губчатому слою в последней работе Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981). В ней авторы сообщают, что гидролазы синтезируются свободными рибосомами секреторных клеток и путем диффузии в мономолекулярной форме пересекают плазмалемму, поверхность которой увеличена за счет образования протуберанцев оболочки.

На основе полученных ультраструктурных данных авторы пришли к выводу, что в ходе завершения специализации секреторных клеток пищеварительных железок гидролазы освобождаются из цитоплазмы необычным для секреторных клеток растений способом: по окончании синтеза гидролаз клетки головки железок подвергаются своеобразной тотальной автофагии, когда все мембраны разрушаются, а ферменты освобождаются в полость клеток. Таким образом, секреторные клетки становятся неживыми структурами, подобными «мешкам с ферментами». Остальные клетки пищеварительных железок — так называемая барьерная и базальная клетки — сохраняют жизнедеятельный протопласт и обеспечивают выделение в неживые секреторные клетки воды, вымывающей из них гидролазы. Вода вместе с ферментами в виде пищеварительного сока поступает на поверхность железки. Авторы считают, что те же несекреторные клетки осуществляют и поглощение продуктов переваривания.

Изучая ультраструктуру секреторных образований листа *P. vulgaris* в развитии с применением метода морфометрии, мы, однако, не получили данных, свидетельствующих в пользу описанных представлений. В краткой форме результаты нашей работы были освещены ранее (Васильев, Муравник, 1979; Муравник, 1983, 1984; Муравник, Васильев, 1983).

Материал и методика

Ультраструктуру железок в процессе их развития изучали у зачатков листьев в недавно тронувшихся в рост почках (в середине апреля), у молодых, еще не развернувшихся листьев в период выхода их из почки (в мае—июне), а также в зрелых листьях. Материал собирали из естественных местообитаний под Ленинградом. Фиксировали кусочки листьев в 3 %-ном растворе глутаральдегида (4—5 ч в тепле), затем 2 %-ным раствором осмиевой кислоты (16 ч на холоде), заливали в эпоксидные смолы. Ультратонкие срезы исследовали в электронных микроскопах Тесла БС-500, Джем-7а и Хитачи-600. Морфометрический анализ снимков (определение парциального объема клеточных компонентов) выполняли с помощью автоматического анализатора изображений ИБАС. Плотность распределения свободных рибосом подсчитывали на участках гиалоплазмы площадью 0.5 и 1.0 мкм^2. Статистическую обработку данных проводили по результатам количественного анализа фотографий медианных срезов 5—15 железок на каждой стадии развития.

Результаты

Зрелые пищеварительные железки у видов рода *Pinguicula* располагаются на адаксиальной поверхности листьев и цветоносе. У *P. vulgaris* они обычно состоят из 10 клеток: 8-клеточной головки, опирающейся на небольшую плосковыпуклую (в сторону головки) барьерную клетку с полностью кутинизированными наружными стенками; с клетками эпидермы граничит базальная клетка, верхняя периклинальная стенка которой расположена примерно на середине высоты основных эпидермальных клеток, поэтому железка находится в углублении (рис. 1).

Железки образуются из одной протодермальной клетки уже на ближайших к апикальной меристеме листовых зачатках, и все их развитие происходит во время внутрипочечного роста листа. Инициаль железки, имеющая вид папиллы, делится периклинально на базальную и терминальную клетки, послед-

ТАБЛИЦА 1

Изменение парциального объема компонентов клеток в ходе развития пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris*

Стадия развития	Тип клеток	Ядро	Вакуом	Хондриом	Пластидом	Эндоплазматический ретикулум	Аппарат Гольджи	Гиалоплазма	Слизистый слой
1—2-клеточная	Инициаль и терминальная	21.5±2.19	12.4±6.99	6.1±0.73	3.5±0.67	0.8±0.14	2.3±1.60	49.8	3.6±0.88
3-клеточная	Терминальная	18.2±6.9	14.3±4.37	6.4±2.18	3.1±1.18	0.7±0.17	1.1±1.30	50.7	5.7±1.24
4-клеточная	»	21.2±12.2	24.3±9.52	6.0±1.26	2.5±0.51	1.9±0.28	0.9±0.25	37.9	5.8±1.44
8—10-клеточная	Секреторные	25.3±2.02	23.6±2.76	5.7±0.25	1.7±0.3	1.3±0.26	1.3±0.32	35.8	5.3±0.59
Полностью сформированные железки									
Начало специализации	Секреторные	24.5±2.84	33.0±6.87	7.1±1.29	2.3±0.69	2.4±0.82	2.0±1.30	14.4	14.3±9.16
Промежуточная стадия специализации	»	28.9±3.15	38.8±6.13	8.0±2.03	3.9±1.68	2.1±0.46	1.0±0.71	3.0	14.3±3.87
Зрелые железки	»	23.9±3.71	24.4±6.02	8.6±1.04	6.6±1.53	1.3±0.18	0.6±0.20	8.5	26.1±2.19
	Клетки протодермы	31.1±3.26	15.2±2.68	4.9±0.69	1.7±0.22	0.7±0.10	1.1±0.20	45.3	—
	Клетки мезофилла	18.5±2.48	50.1±8.29	2.1±0.17	12.6±3.26	0.2±0.06	0.1±0.08	16.4	—

Примечание. Клетки протодермы и мезофилла взяты из тех же листовых зачатков, на которых находились 1—3-клеточные железки.

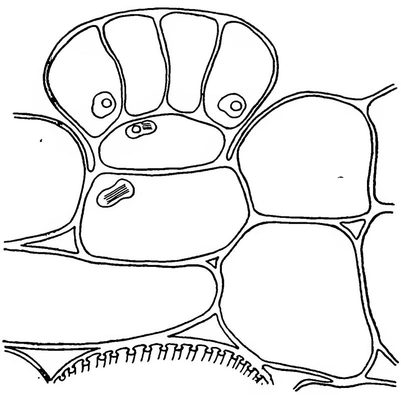


Рис. 1. Зрелая пищеварительная железка *Pinguicula vulgaris*.

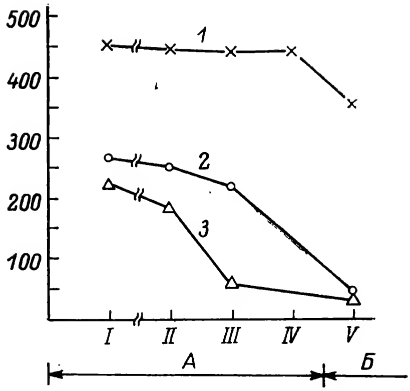


Рис. 2. Изменение плотности распределения свободных рибосом (в 1 мкм^2) в секреторных клетках пищеварительных железок (*1*), клетках мезофилла (*2*) и эпидермы (*3*) в ходе развития листа.

А — внутрипочечный рост: *I* — 1-клеточная инициаль (3-й листовой зачаток), *II* — 8—10-клеточная железка (4-й листовой зачаток), *III* — начало специализации железки (5—6-й листовой зачаток), *IV* — промежуточная стадия специализации (8-й листовой зачаток); *Б* — внепочечный рост: *V* — зрелые железки (зрелые листья).

няя затем претерпевает неравное деление. Образовавшаяся нижняя клетка меньшего размера превращается в барьерную, а в терминальной происходит серия антиклинальных делений, в результате которых формируется головка из 8 секреторных клеток. Дифференциация пищеварительных железок осуществляется в акропетальном направлении: базальная клетка заканчивает ее уже в период антиклинальных делений терминальной клетки и ее производных, а последними дифференцируются и специализируются клетки головки. В отличие от видов рода *Pinguicula*, исследованных Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981), у *P. vulgaris* мы не обнаружили различий в темпах специализации клеток головки в пределах одной железки.

Терминальная клетка и ее производные до завершения делений сохраняют ультраструктуру, характерную для меристематических клеток: слабую вакуолизацию, богатство гиалоплазмой (табл. 1), электронно-плотной и насыщенной свободными рибосомами, низкий уровень ЭР (табл. 2), представленного редкими короткими гранулярными цистернами.

Ядро постепенно приобретает лопастную форму, характерную для секреторных клеток зрелых железок. В нуклеоплазме около ядрышка появляется мелкий белковый кристалл, состоящий из тонких параллельных ламелл; в начале специализации секреторных клеток он обычно уменьшается или полностью исчезает. В это время величина ядра, смещающегося к базальной стенке клеток, заметно возрастает; в зрелых железках она опять уменьшается. Сходные изменения величины претерпевает и ядрышко; по мере специализации клетки происходит четкая сегрегация его компонентов: гранулярный компонент целиком вытесняется на периферию и приобретает на срезе вид кольца, окружающего центральную часть, состоящую только из фибриллярного компонента (см. таблицу на вклейке, *1*). Плотность распределения свободных рибосом поддерживается на высоком уровне вплоть до выхода листа из почки, когда показатель плотности заметно снижается (рис. 2).

Еще в период клеточных делений в головке в отдельных участках секреторных клеток плазмалемма отходит от оболочки; в образовавшемся в результате прозрачном периплазматическом пространстве появляются разнообразные трубочки и пузырьки, затем в нем становятся видны редкие тонкие фибриллы, а позднее и гранулы — начинается отложение слизи. Цитоплазма образует небольшие эвагинации различной формы, содержащие рибосомы, в остальных местах плазмалемма приобретает слабоизвилистый контур. С началом специализации секреторных клеток периплазматическое пространство у наружных

ТАБЛИЦА 2

Изменение парциального объема гранулярного эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в ходе развития пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (в единице объема гиалоплазмы)

Стадия развития	Тип клеток	Эндоплазматический ретикулум	Аппарат Гольджи
3-клеточная	Терминальная	3.8±0.46	9.2±3.35
4-клеточная	»	5.7±0.56	8.6±1.78
8—10-клеточная	Секреторные	8.7±0.95	8.7±1.35
Полностью сформированные железки			
Начало специализации	Секреторные	6.6±1.13	9.7±1.65
Промежуточная стадия специализации	»	15.3±3.62	14.1±5.92
Зрелые железки	»	8.0±2.36	8.3±1.89

периклинальных и особенно у антиклинальных стенок постепенно расширяется, достигая максимума в зрелых железках, когда оно занимает более четверти объема клетки, рассчитанного по отношению к внутренней границе клеточной оболочки (см. табл. 1). Хотя в периплазматическом пространстве со временем возрастает концентрация фибриллярно-гранулярного содержимого, в целом этот компартимент заметно уступает первичной оболочке по электронной плотности (см. таблицу, *2*).

Увеличиваются расчлененность плазмалеммы и число ее эвагинаций, в которых иногда, кроме рибосом, присутствуют элементы ЭР, митохондрия или лейкопласт. На срезах эти эвагинации выглядят как изолированные островки цитоплазмы в слизистом слое. Мембранные включения, напоминающие субъединицы ломасом, располагаются группами около плазмалеммы. В конце специализации в слизи появляются уплотнения неправильной формы, иногда связанные с первичной оболочкой и друг с другом. Они лишь отдаленно напоминают протуберанцы оболочки, характерные для передаточных клеток. Однако плазмалемма не примыкает к «протуберанцам», а отделена от них широким слоем более светлой слизи, к тому же между слизью и «протуберанцами» обычно виден прозрачный ореол. Следует отметить, что фибриллярно-гранулярная слизь не всегда выявляется в периплазматическом пространстве, возможно, она вымывается при подготовке препаратов.

Секреторные клетки железок, особенно их апикальная половина, в процессе специализации вакуолизируются. Вначале увеличивается число мелких вакуолей, которые, очевидно, образуются как теряющие рибосомы локальные расширения цистерн гранулярного ретикулума (провакуоли). В них появляется фибриллярно-гранулярное содержимое, похожее на содержимое слизистого слоя. Провакуоли могут изолироваться от цистерн и сливаться друг с другом, при этом в апикальной половине секреторных клеток зрелых железок нередко образуется одна крупная вакуоль. Тонопласт вакуолей приобретает такие же строение и толщину, как и плазмалемма. Зрелые клетки головки характеризуются четко выраженной полярностью: ядро и основная масса цитоплазмы располагаются в нижней части клетки, в то время как в верхней находятся вакуоли. Парциальный объем вакуома по мере созревания железок увеличивается до 35—40 %, в зрелых железках он опять заметно снижается, причем параллельно с этим возрастает объем слизистого слоя (см. табл. 1). Это противоположно направленное изменение объемов объясняется слиянием вакуолей не только друг с другом, но и со слизистым слоем. Сначала тонопласт периферической вакуоли вступает в контакт с плазмалеммой, затем контактирующие мембраны отходят друг от друга и куполообразно изгибаются (см. таблицу, *3*, стрелки). Контакт сохраняется только по краям «купола». Впоследствии разошедшиеся мембраны фрагментируются на пузырьки, которые выявляются снаружи от плазмалеммы, а содержимое вакуоли изливается в слизистый слой. В результате экзоцитоза довольно крупных вакуолей плазмалемма приобретает неправильный контур.

Еще в период клеточных делений головки активность аппарата Гольджи в ней возрастает. Многочисленные диктиосомы отчленяют два типа пузырьков — мелкие окаймленные и крупные гладкие с фибриллярным содержимым, напоминающим материал слизистого слоя. В процессе специализации секреторных клеток активность аппарата Гольджи возрастает еще больше: увеличивается число как диктиосом, так и продуцируемых ими пузырьков. Парциальный объем аппарата Гольджи достигает максимума на промежуточной стадии специализации (незадолго до выхода листа из почки), в зрелом листе он падает до первоначального уровня (см. табл. 2), число пузырьков резко сокращается, при этом пузырьки, содержащие фибриллы, исчезают.

В период специализации пузырьки Гольджи обоих типов встречаются по всей гиалоплазме. Обычны картины их экзоцитоза в слизистый слой (см. таблицу, *4*) и вакуоли. Непосредственный переход ретикулярных элементов в диктиосомные цистерны не обнаружен, хотя те и другие нередко находятся рядом.

Параллельно с изменением активности аппарата Гольджи изменяется и количество элементов ЭР (см. табл. 2). На промежуточной стадии специализации, характеризующейся наибольшей активностью секреторных клеток, парциальный объем ЭР возрастает в 4 раза по сравнению с терминальными клетками 3-клеточных железок. В это время появляются группы расположенных параллельно гранулярных цистерн ЭР — участки эргастоплазмы. В отдельных зонах клетки цистерны образуют точечные контакты с плазмалеммой, однако картины непосредственного перехода мембран друг в друга наблюдаются исключительно редко (см. таблицу, *5*). Появляется сеть трубочек агранулярного ЭР (АЭР), густота которой возрастает. Часть трубочек контактирует с плазматической мембраной (см. таблицу, *6*), повторяя ее контур, часть — непрерывно связана с цистернами ГЭР. Их содержимое характеризуется еще большей электронной плотностью, чем плотность гиалоплазмы. В зрелых железках элементы агранулярного ретикулума редки.

В течение всего периода специализации наблюдается образование провакуолей из локальных расширений ретикулярных элементов. Иногда можно видеть картины непрерывности ретикулярных мембран с тонопластом довольно крупных вакуолей (см. таблицу, *7*).

У митохондрий еще в период клеточных делений в головке железок начинают увеличиваться число и протяженность крист, последние расширяются и располагаются более или менее параллельно друг другу; уплотняется митохондриальный матрикс, растет парциальный объем хондриома, достигая максимума в зрелых железках (см. табл. 1).

При переходе клеток к специализации начинает увеличиваться доля пластидома, и в железках листьев незадолго до выхода из почки она в 3.5 раза выше, чем в период завершения клеточных делений (см. табл. 1). Пластиды — бескрахмальные лейкопласты, на срезе овальные или неправильной формы. Еще в период клеточных делений вокруг пластид будущих секреторных клеток начинается образование ретикулярного футляра. Вначале цистерна ЭР окружает лишь небольшую часть поверхности пластиды, но к концу стадии специализации футляр, как и у *P. grandiflora* (Y. Haslop-Herrison, J. Heslop-Harrison, 1981), становится почти сплошным. Он сохраняется без изменения и в зрелых железках.

Все клетки железки связаны между собой многочисленными плазмодесмами. По мере расширения слизистого слоя плазмодесмы внутренних антиклинальных стенок подвергаются облитерации, сохраняясь только в нижней их части, где слизистый слой отсутствует.

В зрелых нестимулированных пищеварительных железках *P. vulgaris* ультраструктура секреторных клеток остается неизменной в течение всей жизни листа (см. таблицу, *8*), все мембранные компоненты в этих клетках выглядят нормальными и через несколько часов после стимуляции (Васильев, Муравник, 1979).

Обсуждение

Секреторные клетки пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* достигают максимума сложности ультраструктуры у зачатков листьев незадолго до их выхода из ростовой почки (на промежуточной стадии специализации). В это время они содержат высокоактивный аппарат Гольджи, развитый гранулярный и агранулярный эндоплазматический ретикулум, многочисленные лейкопласты, окруженные ретикулярными футлярами, и весьма активный хондриом. В остальных (несекреторных) клетках листа степень развития этих органелл значительно ниже; снижается она и в зрелых железках. Полученные данные указывают на то, что именно с этими компонентами связана основная функция пищеварительных железок — синтез и секреция гидролитических ферментов. Они подтверждают также высказанное одним из нас (Васильев, 1977) и повторно выдвинутое позднее R. Robins и B. Juniper (1980) мнение, что синтез гидролаз у насекомоядных растений происходит в основном не в зрелых, а в развивающихся железках.

Для клеток запасающих тканей семян (эндосперм, мезофилл семядолей) с помощью современных методов установлено (см. обзоры: Васильев, 1977; Chrispeels, 1984; Соболев, 1985), что синтез запасных белков, а также гидролаз (в зерновках злаков при прорастании) происходит на полисомах ГЭР. Переход к синтезу всегда сопровождается существенной пролиферацией гранулярных цистерн. Так, в клетках эндосперма *Triticum aestivum* ГЭР увеличивается в 4 раза (Briarty, Hughes, 1979), в клетках семядолей *Phaseolus* — в 10—15 раз (Briarty, 1980). И в секреторных клетках пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* в процессе специализации парциальный объем ГЭР увеличивается в 4 раза, в отдельных местах клетки образуются участки эргастоплазмы. В то же время плотность распределения свободных рибосом при переходе к отложению гидролаз не возрастает, поэтому мы не можем согласиться с мнением Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981), что в железках растений рода *Pinguicula* синтез гидролаз происходит на свободных рибосомах. Авторы не изучали изменения численности свободных и мембранно-связанных рибосом в ходе развития железок и свои выводы они основывают только на том, что первых на исследованной ими стадии было много. Для *Dionaea muscipula* методом электронно-микроскопической авторадиографии было показано, что синтез белковой части гидролаз также происходит на мембранно-связанных рибосомах (Robins, Juniper, 1980b) и при переходе к синтезу количество ЭР резко возрастает (Juniper e. a., 1982).

Энергия для интенсивного синтеза гидролаз у *Pinguicula vulgaris* обеспечивается высокоактивным хондриомом пищеварительных железок (Васильев, Муравник, 1979).

У *P. grandiflora*, по данным светооптической (Y. Heslop-Harrison, Knox, 1971; Y. Heslop-Harrison, 1975) и электронно-микроскопической (Y. Heslop-Harrison, J. Heslop-Harrison, 1981) цитохимии, синтезированные гидролазы хранятся до стимуляции железок в основном в периплазматическом пространстве и в меньшей степени — в вакуолях секреторных клеток. Аналогичные данные электронно-микроскопической цитохимии получены по кислой фосфатазе и для *P. vulgaris* (Муравник, 1983). И в запасных тканях семян белки также откладываются в вакуолях, а гидролазы (при прорастании) выделяются из клеток, сначала попадая за плазмалемму.

Прежде чем перейти к обсуждению проблемы о том, каким образом из гранулярных цистерн гидролазы пищеварительных железок *P. vulgaris* переносятся в места хранения — вакуоли и слизистый слой, необходимо кратко остановиться на трактовке этого вопроса для других запасающих и секретирующих белки типов клеток.

Проблема внутриклеточного транспорта белков у растений интенсивно разрабатывается (в основном на клетках запасных тканей) с помощью современных методов. Однако однозначное решение вопроса пока не достигнуто, напротив, сейчас развивается представление о множественном характере путей транспорта белков как в вакуоли, так и за плазмалемму. В одних случаях белок, вероятно, секретируется, минуя аппарат Гольджи. Это может происходить в результате образования цистернами ГЭР вакуолеподобных расширений, в которые белки переносятся непосредственно из самих цистерн (Saigo e. a., 1983, и др.). От ретикулярных профилей могут отчленяться пузырьки, которые включаются в вакуоль (Соболев и др., 1979; Bergfeld e. a., 1980, и др.) или в плазмалемму (Kristen, 1980) путем экзоцитоза. Другой механизм — выход белка из цистерн ГЭР в гиалоплазму и последующее поступление его в вакуоли за счет образования тонопластом инвагинаций, содержащих участок гиалоплазмы с белком, и происходящего затем разрушения мембраны инвагинации (Соболев, 1985). Секреция гидролаз за плазмалемму может, по-видимому, осуществляться и вследствие образования анастомозов плазматической мембраны с мембранами ретикулярных цистерн (Obata, 1979). Этим же путем могут выводиться из клеток и другие белки (Unzelman, Healey, 1974; Kristen, 1982), причем иногда из гранулярных цистерн белок сначала переходит в расположенные рядом с плазмалеммой агранулярные трубочки, а затем уже выделяется за плазмалемму (Kristen e. a., 1982).

Отложение синтезированного мембранно-связанными рибосомами ГЭР белка с участием аппарата Гольджи может происходить следующими способами. Вакуоли образуются как локальные расширения цистерн ГЭР, после изоляции их от ретикулярных профилей белок переносится в вакуоли посредством включения содержимого пузырьков Гольджи (Greenwood, Chrispeels, 1985). Пузырьки Гольджи с гликопротеидами оболочки могут также секретироваться через плазмалемму путем экзоцитоза (Kristen, 1980). Каким образом у растений белки из цистерн ГЭР транспортируются в цистерны диктиосом, в большинстве случаев неясно. Очень редко от ретикулярных цистерн, как и в секретирующих белки животных клетках, отчленяются так называемые переходные пузырьки, которые включаются в диктиосомные цистерны (Kristen, 1982), или же ретикулярные и диктиосомные цистерны непосредственно связаны друг с другом агранулярными трубочками (Chrispeels, 1984). Наконец, белки могут запасаться в самих ретикулярных элементах (Miflin e. a., 1981). Выделение белков из клетки осуществляется путем экзоцитоза не только пузырьков, но и мелких вакуолей (Sevinate-Pinto, 1982).

В секреторных клетках развивающихся пищеварительных железок *P. vulgaris*, по нашим электронно-микроскопическим данным, часть синтезированных на мембранно-связанных рибосомах гидролаз может храниться до стимуляции в самих цистернах ГЭР и в непрерывных с ними трубочках АЭР. Robins и Juniper (1980b) предполагают, что основное количество гидролаз в секреторных клетках нестимулированных пищеварительных железок *Dionaea muscipula* откладывается в полостях агранулярных элементов ретикулума. У *Pinguicula vulgaris* основная часть ферментов поступает в слизистый слой и вакуоль, вероятно, несколькими путями, функционирующими одновременно.

Первый представляет собой прямое (без участия аппарата Гольджи) перемещение из цистерн или трубочек в том случае, когда ретикулярные мембраны непосредственно переходят в тонопласт вакуолей или плазмалемму. Подобным способом, наблюдаемым довольно часто, закладываются и растут вакуоли. Такой же механизм образования вакуолей предполагают и Y. Heslop-Harrison (1975) для *P. grandiflora*, а также Robins и Juniper (1980b) для *Dionaea muscipula*. Четкие же картины формирования ретикулярными мембранами анастомозов с плазмалеммой мы наблюдали исключительно редко, возможно, это весьма кратковременное явление и вероятность регистрации его на ультратонких срезах очень мала. Для *D. muscipula* Robins и Juniper (1980a, b) отмечают только такой путь секреции гидролаз за плазмалемму. По второму пути у *P. vulgaris* часть гидролитических ферментов прежде чем попасть в вакуоли и слизистый слой, по-видимому, проходит через аппарат Гольджи. При этом в диктиосомных цистернах их молекулы могут подвергаться модификации; ферменты попадают в места хранения, очевидно, в результате экзоцитоза отчленившихся от диктиосомных цистерн окаймленных пузырьков. Мы не получили никаких ультраструктурных данных о пути переноса белков из ретикулярных элементов в диктиосомы.

Участие окаймленных пузырьков в секреции белков предполагается также для листовых железок *Pharbitis nil* (Unzelman, Healey, 1974), оно доказано и для некоторых типов животных клеток (Неворотин, 1981). Об участии аппарата Гольджи в секреции гидролаз свидетельствуют нарастание его активности параллельно с пролиферацией ЭР и снижение этого показателя в зрелых желёзках. Y. Heslop-Harrison (1975) отрицала роль аппарата Гольджи в секреции у *Pinguicula grandiflora* на том основании, что он выглядел неактивным, однако она исследовала лишь ультраструктуру зрелых желёзок. Фибриллярные пузырьки Гольджи в желёзках *P. vulgaris* осуществляют скорее всего экзоцитозную секрецию аморфных полисахаридов слизистого слоя.

Наконец, секреция гидролаз в слизистый слой происходит и путем экзоцитоза содержимого вакуолей, тонопласт которых морфологически не отличим от плазмалеммы. Такой механизм предполагается также для белоксекретирующих листовых желёзок *Mercurialis annua* (Figier, 1969). Прозрачные пузырьки и трубочки за плазмалеммой секреторных клеток *P. vulgaris* могут быть остатками мембран, сохраняющимися после экзоцитоза.

Мнение Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981) об освобождении гидролаз в результате своеобразной тотальной автофагии также не подтверждается нашими данными: у *P. vulgaris* протопласт секреторных клеток остается интактным в течение всей жизни листа.

Для секреторных клеток пищеварительных желёзок у видов рода *Pinguicula* характерно образование широкого периплазматического пространства, заполненного фибриллярно-гранулярным материалом различной плотности и содержащего выросты-эвагинации цитоплазмы, однако отождествлять его с лабиринтом оболочки, как это делают Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981), необоснованно по следующим причинам. Прежде всего вышеупомянутое пространство отличается от оболочки по химическому составу. Как показано самими этими авторами, оно заполнено пектинами и не содержит (или почти не содержит) целлюлозы, практически не окрашивается реактивом Шиффа с иодной кислотой и лишь слегка окрашивается алциановым синим, с которым оболочка дает весьма интенсивную реакцию. Настоящий лабиринт образуется в виде одетых плазмалеммой выростов-протуберанцев оболочки, постепенно врастающих внутрь клетки и сливающихся друг с другом (Gunning, Pate, 1974), тогда как, по нашим данным, уплотнения, напоминающие протуберанцы, появляются в секреторных клетках лишь на продвинутых этапах образования периплазматического пространства вне связи с плазмалеммой и часто отдельно от оболочки. Электронная плотность описываемого слоя на ультратонких срезах в целом всегда значительно ниже, чем плотность оболочки. Все это говорит о том, что данный слой не является частью оболочки, а представляет собой водорастворимую пектиновую слизь полужидкой консистенции, довольно легко вымываемую при фиксации материала.

Однако в функциональном отношении слизистый слой может быть уподоблен характерному для передаточных клеток лабиринту оболочки: как и последний, он содержит многочисленные неправильные эвагинации цитоплазмы, значительно увеличивающие поверхность плазмалеммы. Разница состоит в том, что слизь не может выполнять функцию поддержания формы эвагинаций, приписываемую протуберанцам оболочки.

Точку зрения Y. Heslop-Harrison и J. Heslop-Harrison (1981) о том, что увеличение поверхности плазмалеммы в секреторных клетках желёзок растений рода *Pinguicula* за счет образования эвагинаций цитоплазмы связано с эккриновой секрецией гидролаз в процессе развития желёзок, а в зрелых клетках происходит разрушение цитоплазмы, мы считаем необоснованной. Как было показано выше, секреторные клетки сохраняются интактными и после стимуляции к выделению пищеварительной жидкости, поэтому нельзя рассматривать их как «мешки с ферментами», выполняющие пассивную роль в выведении секрета и поглощении продуктов переваривания. Как и в желёзках других насекомоядных растений — *Utricularia monanthos* (Fineran, Lee, 1975) и *Dionaea muscipula* (Robins, Juniper, 1980d), после подкормки листьев в желёзках *Pinguicula vulgaris* увеличение за счет эвагинаций поверхности плазмалеммы секреторных клеток, а не барьерной и базальной, очевидно, обеспечивает активный транспорт — секрецию ионов и воды, а также поглощение низкомолекулярных продуктов переваривания. Только в этом случае, а не при секреции гидролаз в период развития железок, секреторные клетки функционируют как передаточные.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Васильев А. Е., Муравник Л. Е.* Электронно-микроскопическое исследование пищеварительных железок насекомоядного растения *Pinguicula vulgaris* L. — Тез. докл. XI Всес. конф. по электронной микроск. Таллин, 1979, с. 131. — *Муравник Л. Е.* Цитохимическое определение активности кислой фосфатазы в пищеварительных железках *Pinguicula vulgaris* L. — Тез. докл. V Всес. симп. по ультрастр. растений. Кишинев, 1983, с. 107. — *Муравник Л. Е.* Электронно-микроскопический анализ развития пищеварительных железок листа *Pinguicula vulgaris* (данные стереологии). — Тез. докл. I Всес. конф. по анатомии раст. Л., 1984, с. 110. — *Муравник Л. Е., Васильев А. Е.* Ультраструктура пищеварительных железок листа *Pinguicula vulgaris* L. в процессе их формирования. — Тез. докл. VII делегат. съезда ВБО. Донецк, 1983, с. 245—246. — *Неворотин А. И.* Окаймленные пузырьки (морфофункциональные особенности и значение в физиологических и патологических процессах). — Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1981. 36 с. — *Соболев А. М.* Запасание белка в семенах растений. М.: Наука, 1985. 112 с. — *Соболев А. М., Бузулукова Н. П. и др.* Отложение белка в запас в семенах растений. — В кн.: Биохим. и физиол. исслед. семян. Иркутск, 1979, с. 18—28. — *Bergfeld R., Kühnl T., Schopfer P.* Formation of protein storage bodies during embryogenesis in cotyledons of *Sinapis alba*. — Planta, 1980, vol. 148, N 2, p. 146—156. — *Briarty L.* Stereological analysis of cotyledon cell development in *Phaseolus*. II. The developing cotyledon. — J. Exper. Bot. 1980, vol. 31, N 124, p. 1387—1398. — *Briarty L. G., Hughes C. E.* The developing endosperm of wheat — a stereological analysis. — An. Bot., 1979, vol. 44, N 6, p. 641—658. — *Chrispeels M. J.* Biosynthesis, processing and transport of storage proteins and lectins in colyledons of developing legume seeds. — Phil. Trans. Roy. Soc. (London), 1984, vol. B304, N 1120, p. 309—322. — *Figier J.* Incorporation de glycine-^{3}H chez les glandes pétiolaires de *Mercurialis annua*. — Planta, 1969, vol. 87, N 4, p. 275—289. — *Fineran B. A., Lee M. S. L.* Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos*. — Protoplasma, 1975, vol. 84, N 1—2, p. 43—70. — *Greenwood J. S., Chrispeels M. J.* Immunocytochemical localization of phaseolin and phytohemagglutinin in the endoplasmic reticulum and Golgi complex of developing bean cotyledons. — Planta, 1985, vol. 164, N 3, p. 295—302. — *Gunning B. E. S., Pate J. S.* Transfer cells. — In: Dynamic aspects of plant ultrastructure. London: McGraw Hill Co., 1974, p. 441—480. — *Heslop-Harrison Y.* Enzyme release in carnivorous plants. — In: Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam: North Holland Publish. Co., 1975, vol. 4, p. 525—578. — *Heslop-Harrison Y.* Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants. — In: Perspectives in experimental biology. Oxford; N. Y.: Pergamon Press, 1976, vol. 2, p. 463—476. — *Heslop-Harrison Y., Heslop-Harrison J.* The digestive glands of *Pinguicula*: structure and cytochemistry. — An. Bot., 1981, vol. 47, N 3, p. 293—319. — *Heslop-Harrison Y., Knox R. B.* A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. — Planta, 1971, vol. 96, N 3, p. 183—211. — *Juniper B. E., Hawes C. R., Horne J. C.* The relationships between the dictyosomes and the forms of endoplasmic reticulum in plant cells with different export programs. — Bot. Gaz., 1982, vol. 143, N 2, p. 135—145. — *Kristen U.* Ausscheidung von Protein und Glycoprotein durch pflanzliche Drüsen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1980, Bd 93, Hf 3, S. 587—594. — *Kristen U.* The validity of the endomembrane concept in the light of polysaccharide and protein secretion in higher plants. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1982, t. 129, N 1, p. 15—21. — *Kristen U., Liebezeit G., Biedermann M.* The ligule of *Isoetes lacustris*: ultrastructure, mucilage composition, and a possible pathway of secretion. — An. Bot., 1982, vol. 49, N 5, p. 569—584. — *Miflin B. J., Burgess S. R., Shewry P. R.* The development of protein bodies in the storage tissues of seeds: subcellular separations of homogenates of barley, maize, and wheat endosperm and of pea cotyledons. — J. Exper. Bot., 1981, vol. 32, N 126, p. 199—219. — *Obata T.* Fine structural changes in barley aleurone cells during gibberellic acid-induced enzyme secretion. — An. Bot., 1979, vol. 44, N 3, p. 333—337. — *Robins R. J., Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells. — New Phytol., 1980a, vol. 86, N 3, p. 279—296. — *Robins R. J., Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. II. Storage and synthesis of the secretory proteins. — New Phytol., 1980b, vol. 86, N 3, p. 297—311. — *Robins R. J., Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. III. The mechanism of release of digestive secretion. — New Phytol., 1980c, vol. 86, N 3, p. 313—327. — *Robins R. J., Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. V. The absorption of nutrients. — New Phytol., 1980d, vol. 86, N 3, p. 413—422. — *Saigo R. H., Peterson D. M., Holy J.* Development of protein bodies in oat starchy endosperm. — Canad. J. Bot., 1983, vol. 61, N 4, p. 1206—1215. — *Sevinate-Pinto I.* Hydrolase secretion in oat aleurone layer. Inframicroscopical and cytochemical aspects. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1982, t. 129, N 1, p. 37—40. — *Unzelman J. M., Healey P. L.* Development, structure and occurrence of secretory trichomes of *Pharbitis*. — Protoplasma, 1974, vol. 80, N 4, p. 285—303.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 15 IV 1986.

УДК 581.824.2 : 582.623.2

Е. В. Малыченко, Л. И. Лотова

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ РОДА *SALIX (SALICACEAE)* СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

E. V. MALYCHENKO, L. I. LOTOVA. BARK ANATOMY OF THE SPECIES OF THE GENUS *SALIX (SALICACEAE)* FROM THE MIDDLE ZONE OF THE EUROPAEAN PART OF THE USSR

Приведено описание коры однолетних побегов, многолетних ветвей, стволов видов рода *Salix* средней полосы европейской части СССР. По строению луба разные виды существенно не различаются. Особенности строения коры обсуждаются в связи с эволюцией жизненных форм внутри рода *Salix*.

В анатомическом отношении кора видов ивы изучена недостаточно, хотя она представляет собой ценное сырье для фармацевтической промышленности, получения красящих и дубильных веществ (Вульф, Малеева, 1969). В литературе отмечены лишь некоторые особенности коры, присущие всем представителям сем. *Salicaceae* (Möeller, 1882; Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1950), а также отдельные признаки, характерные для небольшого числа видов (MacDaniels, 1918; Ванин, 1938; Lawton, 1976, 1977). Такие фрагментарные данные не дают представления об общих закономерностях строения и развития коры ив. Между тем выявление этих закономерностей имеет большое практическое и научное значение.

Прежде всего это важно потому, что особенности анатомической структуры коры, как и древесины, характеризуют состояние любой древесной породы в конкретных экологических и географических условиях ее произрастания. В связи с этим для разработки теоретических основ использования древесных пород в народном хозяйстве анатомическим исследованиям коры должно быть уделено такое же внимание, как и изучению их морфобиологических особенностей.

В настоящее время мы почти не располагаем сведениями о строении проводящего аппарата у разных жизненных форм растений, близких в систематическом отношении. Род *Salix* представляет собой благодарный объект для таких исследований, так как включает и деревья, и кустарники, и мелкие, преимущественно арктические и альпийские кустарнички. Результаты изучения коры ивы могут оказаться полезными для выяснения структурных преобразований вегетативных органов растений в связи с эволюцией жизненных форм.

Подробное анатомическое изучение луба и всей коры у разных видов ивы позволит уточнить взаимоотношения между ними, а также между таксонами надвидового ранга.

Целью наших исследований были изучение особенностей строения коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов и выявление ее возрастных изменений в связи с заложением перидерм и формированием корки у разных видов рода *Salix*.

Материал и методика

Мы изучали структуру коры 17 видов ивы средней полосы европейской части СССР. Их относят к 3 подродам: 1) подрод *Salix* (*S. triandra* L., *S. pentandra* L., *S. alba* L., *S. fragilis* L.); 2) подрод *Chamaetia* (*S. myrtilloides* L.); 3) подрод *Vetrix* (*S. myrsinifolia* Salisb., *S. caprea* L., *S. starkeana* Willd., *S. cinerea* L., *S. aurita* L., *S. phylicifolia* L., *S. viminalis* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Skvorts.) (Скворцов, 1968).

4 из изученных видов представлены деревьями высотой от 6 (*S. caprea*) до 20, реже 30 м (*S. alba*), 6 — кустарниками от 1 (*S. rosmarinifolia*, *S. lapponum*) до 5 м (*S. cinerea*) выс., остальные — переходными формами между деревьями и кустарниками.

Материал был собран в Московской, Рязанской, Липецкой, Волгоградской и Мурманской областях в 1983—1984 гг.

Строение коры изучали на поперечных, радиальных и тангентальных срезах, приготовленных по обычной анатомической методике.

Результаты исследования

По строению коры исследованные виды разделены на 3 группы: 1) с мощным, толщиной 4—5 мм слоем корки на старых стволах и ветвях; 2) с тонкой, толщиной не более 2—3 мм или неравномерно развитой коркой; 3) не образующие корки. Четких границ между этими группами нет.

Первую группу составляют древовидные ивы, особенности строения коры которых хорошо выражены у *S. alba*. Однолетние стебли у этого вида зеленоватые, опушенные простыми, вверх направленными одноклеточными волосками длиной не более 0.2 мм, со слегка заостренным окончанием и суженным основанием. Чечевички редкие, мелкие.

Кора 2—4-летних веток оливково-серая, на многолетних ветвях она темно-серая. Корка в виде светло-серых пятен появляется сначала вокруг чечевичек, затем формируется по всей поверхности ветки, при этом в ней нередко возникают кольцевые и продольные трещины.

Стволовая кора серая, снаружи с грубыми продольными трещинами, внутри гладкая, кремовая.

Анатомические особенности коры *S. alba*. Однолетние стебли в поперечном сечении округлые (рис. 1, *А*). Под эпидермой, состоящей из прозрачных, более или менее квадратных или прямоугольных клеток с сильно утолщенными наружными стенками, расположена первичная кора, сложенная колленхимой и паренхимой.

Колленхима 2—3-слойная, уголковая или уголково-пластинчатая с толстыми, беловатыми, слегка блестящими тангентальными стенками. Клетки колленхимы крупнее клеток эпидермы и содержат хлоропласты. Паренхима первичной коры рыхлая, с хорошо развитыми воздухоносными полостями. Клетки, вытянутые в тангентальном направлении, содержат хлоропласты, во многих из них встречаются зерна запасного крахмала и одиночные друзы оксалата кальция.

Луб толщиной не более 0.1 мм. Наружную часть луба составляют тяжи первичных лубяных волокон, имеющие округлые или неправильные очертания поперечных сечений. Внутри каждой группы волокна плотно сомкнутые, многоугольные или округло-многоугольные с толстыми одревесневшими оболочками. Тонкостенные элементы первичного луба в зрелых однолетних стеблях деформированы.

Вторичный луб мелкоклеточный, с тенденцией к расположению клеток радиальными рядами. Он состоит из ситовидных трубок с клетками-спутниками, тяжевой и лучевой паренхимы. Лучи на поперечном срезе не строго радиальные. Клетки лучей узкие, вытянутые в радиальном направлении; периферические клетки крупнее внутренних и имеют округлые очертания. Волокна вторичного луба развиваются обычно только на второй год жизни стебля.

К концу вегетационного периода в стеблях сформирована наружная перидерма. Клетки феллогена вычленяются из клеток эпидермы. Пробка состоит из одного слоя клеток с сильно утолщенными наружными тангентальными стенками. Чечевички имеют рыхлую опробковевшую выполняющую ткань.

В многолетних ветках диаметром 3—5 см толщина перидермы обычно не превышает 0.1 мм. 2—3-слойная пробка состоит из таблитчатых клеток (рис. 2, *А*) с бледно-желтыми оболочками и оранжево-ржавым содержимым. По мере утолщения пробки наружные слои ее постепенно отслаиваются и слущиваются мелкими чешуйками.

На старых ветвях формируются внутренние перидермы, окружающие чечевички в виде валика. С одной стороны внутренняя перидерма примыкает к наружной перидерме, с другой — к замыкающему слою чечевички. Каждая последующая перидерма по площади больше предыдущей (рис. 1, *Б*). Клетки пробки внутренних перидерм тонкостенные, за исключением клеток одного

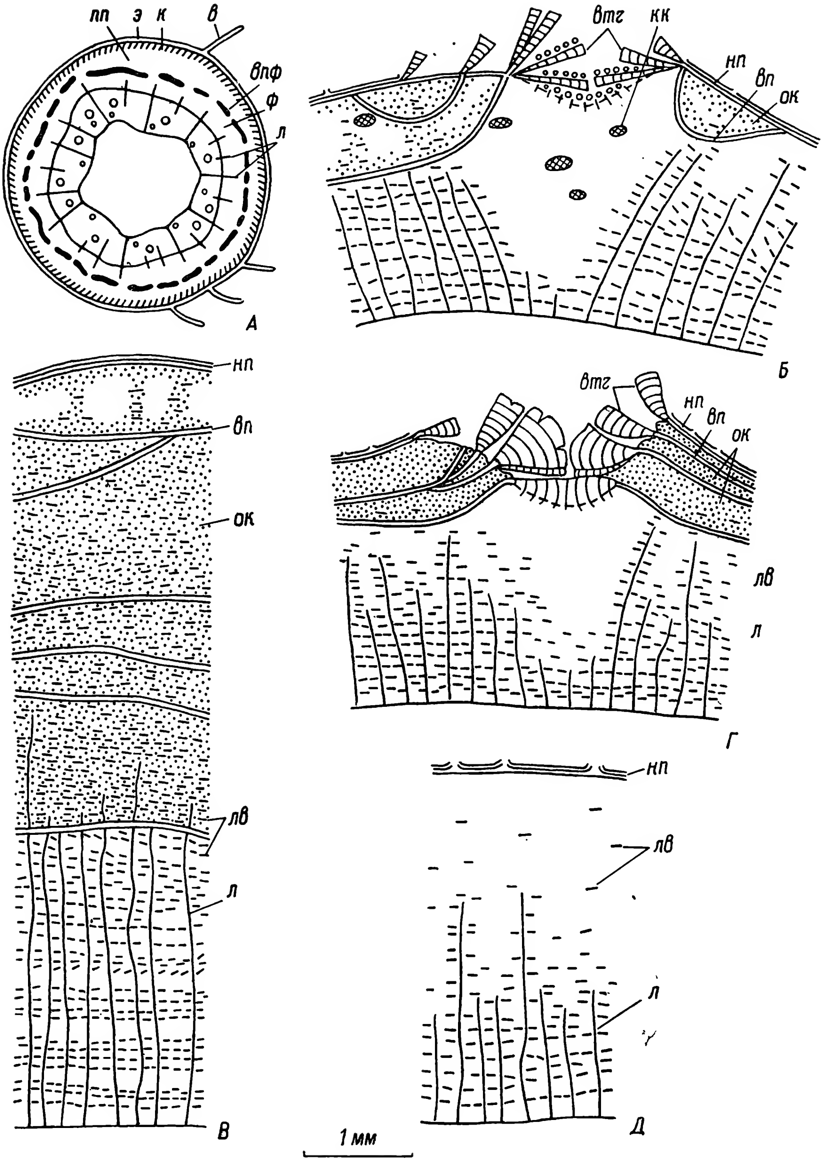


Рис. 1. Кора ветвей и стволов видов рода *Salix*.

А, *Б*, *В*. — *S. alba*: *А* — однолетний стебель, *Б* — многолетняя ветвь, *В* — ствол; *Г* — *S. myrsinifolia*, ствол; *Д* — *S. aurita*, ствол. *э* — эпидерма, *к* — колленхима, *в* — волосок, *пп* — паренхима первичной коры, *впф* — волокна протофлоэмы, *ф* — флоэма, *л* — луч, *втч* — выполняющая ткань чечевички, *кк* — каменистые клетки, *нп* — наружная перидерма, *ок* — одревесневшая корка, *вп* — внутренняя перидерма, *лв* — лубяные волокна.

из внутренних слоев, у которых обычно выражено утолщение наружной тангентальной стенки. Ткани, расположенные снаружи от внутренних перидерм, одревесневают. Наиболее сильно одревесневают клетки, с обеих сторон примыкающие к перидермам.

Под наружной перидермой расположена значительно паренхиматизированная зона коры. В первичной коре можно различить сильно уплощенные клетки колленхимы. Дилатированная паренхима первичной коры более плотная, чем в молодых стеблях, так как по мере их утолщения слои паренхимных клеток сжимаются в радиальном направлении. Клетки содержат друзы щавелевокислого кальция и зерна запасного крахмала.

С внутренней стороны к паренхиме первичной коры примыкает дилатированная зона луба, в которой, кроме волокон первичного луба, встречаются

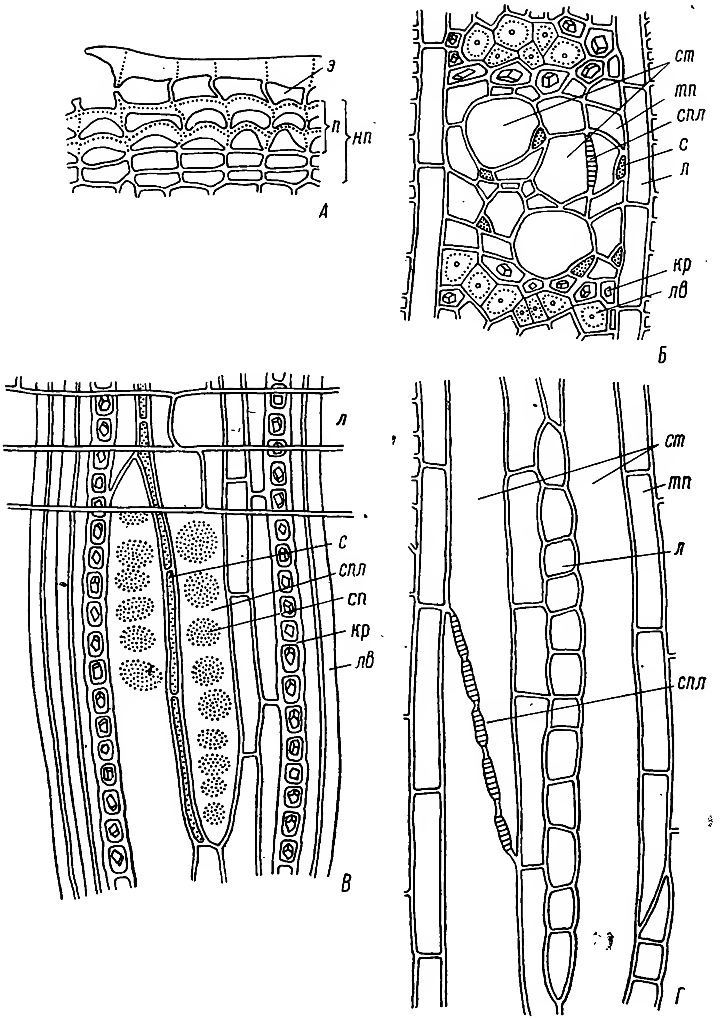


Рис. 2. Кора *Salix alba*.

А — наружная перидерма; *Б—Г* — проводящий луб: *Б* — поперечный срез, *В* — радиальный срез, *Г* — тангентальный срез. *п* — пробка, *ст* — ситовидная трубка, *тп* — тяжевая паренхима, *с* — клетка-спутник, *кр* — кристаллоносная клетка, *сп* — ситовидное поле, *спл* — ситовидная пластинка; остальные обозначения, как на рис. 1.

также группы волокон вторичного луба, имеющие часто более или менее треугольные очертания. Как в первичной коре, так и в наружной части луба формируются каменистые клетки (рис. 1, *Б*) с толстыми многослойными оболочками, пересеченными поровыми каналами. Каменистые клетки собраны по 2—8 в группы.

Остальная часть луба состоит из ситовидных трубок с клетками-спутниками, тяжевой, лучевой паренхимы и волокон, группы которых расположены тангентальными слоями. Строение луба и топографические особенности слагающих его элементов в толстых ветвях и стволах одинаковы.

В проводящей зоне луба, находящейся близ камбия, ситовидные трубки в поперечном сечении неправильно-многоугольные или почти округлые. Перерезанные ситовидные пластинки дуговидные или почти прямые, ориентированные радиально (рис. 2, *Б*). Членики ситовидных трубок длиной от 0.25 до 0.50 мм. Ситовидные пластинки сильно скошенные, сложные, обычно с 5—9 округлыми или овальными однорядными ситовидными полями (рис. 2, *В*, *Г*). В пределах каждого поля канальцы диффузные, выстланные каллозой. В непроводящем лубе ситовидные трубки немного деформированные, каллозы в ситовидных пластинках нет. Клетки-спутники по 6—7 в однорядных тяжах, в поперечном сечении они угловатые (рис. 2, *Б*).

Тяжевая паренхима расположена между проводящими элементами. Тяжи состоят из 6—9 клеток. В проводящей зоне они многоугольные в поперечном сечении, с плотным зернистым содержимым, в непроводящей — округлые, крахмалоносные.

Волокна длиной около 1 мм, с зазубренными окончаниями и толстыми одревесневшими оболочками, имеющими немногочисленные поровые каналы. На поперечных срезах коры они многоугольные, собранные в группы, вытянутые в тангентальном направлении или имеющие неправильные очертания. Между волокнами и вокруг них расположены длинные тяжи мелких одревесневших кристаллоносных клеток (рис. 2, *В*). Содержащиеся в них кристаллы щавелевокислого кальция кубические, ромбоэдрические или многогранные с размерами граней 0.006—0.015 мм.

Лучи обильные (100—70 на 1 мм^2), 5—15-слойные, состоящие преимущественно из лежачих клеток. На тангентальных срезах клетки лучей округлые, краевые — в проводящем лубе почти треугольные (рис. 2, *Г*), в непроводящем— округлые, крупнее внутренних.

Корка в стволах кольцевая, толщиной 5—6 мм (рис. 1, *В*). Она состоит главным образом из паренхимных клеток со слегка одревесневшими оболочками, волокон и каменистых клеток.

В живом лубе и в корке накапливаются дубильные вещества.

По строению коры с *S. alba* наиболее сходна с *S. fragilis*, молодые побеги которой голые. У *S. pentandra* однолетние стебли тоже голые, каменистые клетки в периферической части луба не образуются. В отличие от *S. alba* у *S. pentandra* первые внутренние перидермы, формирующиеся в многолетних ветвях, смыкаются под чечевичками и их феллогены принимают на себя функции феллогенов чечевичек, образующих выполняющую ткань. По сравнению с клетками живого луба оболочки клеток корки заметно утолщаются и сильно одревесневают.

У *S. caprea* однолетние стебли опушены беспорядочно ориентированными волосками, по строению сходными с волосками *S. alba*. Первая внутренняя перидерма формируется так же, как у *S. pentandra*, но каждая из последующих перидерм примыкает не к наружной, а к ближайшей внутренней перидерме.

Вторую группу, характеризующуюся слабым или неравномерным развитием корки, составляют виды, представители которых могут расти в форме дерева или кустарника. У этих ив в старых стволах обычно нет сплошной корки, ее чешуи формируются только около чечевичек, как в ветвях деревьев первой группы. В редких случаях корка развивается более или менее равномерно, не достигая большой толщины (рис. 1, *Г*).

У *S. dasyclados*, *S. viminalis*, *S. myrsinifolia* однолетние стебли опушены беспорядочно ориентированными волосками, по строению сходными с волосками *S. alba*; у *S. acutifolia*, *S. starkeana*, *S. vinogradovii*, *S. triandra* они голые, 2—3-летние ветки *S. acutifolia* имеют сизый восковой налет. С внутренней стороны кора многолетних ветвей и стволов кремовая или канареечно-желтая (*S. acutifolia*, *S. vinogradovii*), гладкая или с продольными щелевидными вдавлениями над рубцевидными наростами древесины (*S. starkeana*).

Строение луба, особенности расположения его элементов и формирования корки у этих видов такие же, как и у *S. pentandra*, но у *S. starkeana*, *S. myrsinifolia* некоторые участки корки не одревесневают. В отличие от *S. pentandra* у *S. triandra* внутренняя перидерма формируется на обширном участке коры. 2—3 слоя клеток, примыкающих к перидерме снаружи, одревесневают, остальная часть корки подсыхает и отделяется от ствола крупной чешуей.

Третью группу видов, как правило, не образующих корку, составляют ивы, растущие в форме кустарников. Слабо развитую корку имеют лишь единичные экземпляры *S. phylicifolia*.

Однолетние стебли опушены спутанными волосками длиной свыше 1 мм (*S. lapponum*), короткими изогнутыми волосками или мелкими щетинками (*S. myrtilloides*). Волоски либо направлены вверх (*S. rosmarinifolia*), либо ориентированны беспорядочно (*S. cinerea*, *S. aurita*). У *S. phylicifolia* волоски немногочисленные, развивающиеся только в верхней части стебля. Внутренняя поверхность стволовой коры кремовая, гладкая или со щелевидными вдавлениями (*S. cinerea*, *S. aurita*). Строение луба такое же, как и у представителей предыдущей группы, каменистых клеток нет. В толстых ветвях и стволах развивается только наружная перидерма (рис. 1, *Д*) обычного для всего рода *Salix* строения. У *S. myrtilloides* пробка часто состоит из двух типов клеток — тонкостенных и с утолщенными наружными стенками.

Обсуждение результатов

Из трех родов сем. *Salicaceae* (*Populus*, *Salix*, *Chosenia*) наиболее примитивным считают *Populus* (Скворцов, 1968). Изучение анатомического строения его коры показало (Раскатов, 1966; Косиченко, 1969), что по многим признакам она сходна с корой ивы. Обеим породам свойственны сложные ситовидные пластинки в ситовидных трубках, присутствие одиночных кубических или многогранных кристаллов в септированных волокнах, тангентальная слоистость луба, обусловленная чередованием слоев волокон и тонкостенных элементов. В периферической части луба тополя образуются массивные скопления каменистых клеток, повышающие механическую прочность коры. Из исследованных нами видов ивы только некоторые представители подрода *Salix* имеют каменистые клетки, но их значительно меньше, чем у тополя. По этому признаку ивы из подрода *Salix* стоят ближе к роду *Populus*, чем виды из других подродов, в коре которых каменистые клетки не обнаружены.

«Одним из основных направлений в приспособительной эволюции вегетативных осевых органов покрытосеменных является превращение в течение веков древесных форм в травянистые. Эволюция покрытосеменных шла от деревьев через кустарники к травам» (Тахтаджян, 1964: 23). Анатомически она сопровождалась прежде всего уменьшением объема проводящих тканей в связи с ослаблением камбиальной активности. Это привело к образованию более тонкой коры у кустарников по сравнению с древовидными растениями. Имеются также данные об укорочении проводящих и механических элементов обеих проводящих тканей (Лотова, Морозова, 1964). Сравнивая размеры гистологических элементов луба у исследованных видов ивы, мы не обнаружили существенных различий между древовидными и кустарниковыми формами. Как видно из таблицы, средние значения длины члеников ситовидных трубок и лубяных волокон у всех видов довольно близки, различия между ними в большинстве случаев недостоверны.

Некоторые морфологические и количественно-анатомические особенности стволовой коры видов рода *Salix*

Вид	Жизненная форма	Каменистые клетки	Корка	Длина члеников ситовидных трубок, мм	Длина волокон, мм
S. alba	д	Есть	Есть	0.355±0.008	0.995±0.014
S. fragilis	д	»	»	0.407±0.012	1.078±0.022
S. pentandra	д	Редко	»	0.368±0.008	0.948±0.024
S. caprea	д	Нет	»	0.287±0.009	0.932±0.026
S. dasyclados	д, к	»	»	0.321±0.010	1.129±0.022
S. viminalis	д, к	»	»	0.303±0.006	0.905±0.019
S. acutifolia	д, к	»	»	0.384±0.009	1.194±0.031
S. vinogradovii	д, к	»	»	0.349±0.010	0.971±0.017
S. starkeana	д, к	»	»	0.246±0.005	0.752±0.022
S. myrsinifolia	д, к	»	»	0.309±0.008	1.003±0.020
S. triandra	д, к	»	»	0.282±0.008	0.957±0.028
S. cinerea	к	»	Нет	0.363±0.010	0.982±0.023
S. aurita	к	»	»	0.274±0.006	0.799±0.019
S. lapponum	к	»	»	0.254±0.006	0.835±0.021
S. myrtilloides	к	»	»	0.280±0.004	0.806±0.014
S. rosmarinifolia	к	»	»	0.256±0.009	0.991±0.021
S. phylicifolia	к	»	Редко	0.381±0.008	1.019±0.022

Примечание. д — дерево, к — кустарник.

Результаты проведенных исследований наглядно показывают, что кустарники отличаются от деревьев не только более слабой деятельностью камбия, но и значительным снижением меристематической функции коры, обусловливающей возможность многократных заложений в ней пробковых камбиев, с деятельностью которых связаны развитие перидерм и последующее формирование корки. Не случайно дилатированную периферическую зону луба называют меристематическим резервом коры (Holdheide, 1944).

У деревьев образование корки начинается на ветвях толщиной 3—5 см, более толстые ветви и стволы всегда имеют мощный покров из корки. У невысоких деревьев и кустарников корка обычно развивается близ чечевичек, как в ветвях высокорослых деревьев. У низкорослых кустарников внутренние перидермы не образуются и функцию защиты выполняет наружная перидерма.

Проведенное исследование позволяет сделать следующие выводы.

1. По строению луба разные виды ивы существенно не различаются.

2. У всех видов в эпидерме однолетних стеблей закладывается феллоген и образуется наружная перидерма, у типичных кустарников сохраняющаяся в течение всей жизни.

3. У высокорослых кустарников и небольших деревьев формирование внутренних перидерм и образование чешуйчатой корки осуществляется на ограниченных участках коры, вокруг чечевичек, у высокорослых деревьев впоследствии корка развивается по всей поверхности ствола или ветви.

4. По наличию в коре каменистых клеток некоторые представители подрода *Salix* сближаются с видами рода *Populus*.

5. Преобразования анатомической структуры коры, происходившие в процессе эволюции жизненных форм ивы от деревьев к низкорослым кустарникам, проявились в ослаблении деятельности камбия и меристематической активности луба, не затронув размеры составляющих его элементов.

ЛИТЕРАТУРА

Ванин С. И. Макроскопическое строение коры главных древесных пород. — Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 1938, № 51, с. 3—25. — *Вульф Е. В.*, *Малеева О. Ф.* Мировые ресурсы полезных растений. Справочник. Л.: Наука, 1969. 556 с. — *Косиченко Н. Е.* Возрастные изменения анатомической структуры флоэмы осины *Populus tremula* L. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1969, № 1, с. 61—68. — *Лотова Л. И.*, *Морозова Е. М.* Структурная эволюция побегов трех жизненных форм софоры. — Вестн. МГУ, 1964, сер. биол., почвовед., № 3, с. 30—39. — *Раскатов П. Б.* Зависимость анатомического строения коры осины от возраста ствола и скорости роста его в толщину. — В кн.: Научн. зап. Воронеж. отд. Всес. бот. об-ва. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1966, с. 125—134. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Holdheide W.* Rindenanatomische Untersuchungen.— Forstwiss. Centralbl. Tharandt. forstl. Jahrb. Kriegsgemeinschaftausg., 1944, Hf 1, S. 43—44. — *Lawton J. R.* Seasonal variation in the secondary phloem from the main trunks of willow and sycamore trees. — New Phytol., 1976, vol. 77, N 3, p. 635—636. — *Lawton J. R.* An investigation of the functional phloem in willow. — New Phytol., 1977, vol. 78, N 1, p. 189—192. — *MacDaniels L. H.* The histology of the phloem in certain angiosperms. — Amer. J. Bot., 1918, vol. 5, N 7, p. 347—378. — *Metcalfe C. R.*, *Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford: Clarendon Press, 1950. 774 p. — *Möeller J.* Anatomie der Baumrinden. Berlin: Springer, 1882. 446 S. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dikotyledonen. — Handb. Lab. Wiss. Angew. Bot. Stuttgart: Euke, 1899. 984 S.

Московский государственный университет.

Получено 15 VII 1985.

УДК 612.2 : 58 : (252.6) : 551.52

Н. А. Ледяйкина, В. Л. Вознесенский, Л. М. Лукьянова

СОСТАВЛЯЮЩИЕ CO_2-ГАЗООБМЕНА ТУНДРОВЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

N. A. LEDYAIKINA, V. L. VOZNESENSKY, L. M. LUKYANOVA. CO_2-GAS-EXCHANGE COMPONENTS OF TUNDRA PLANTS AT VARIOUS TEMPERATURES

Исследованы составляющие CO_2-газообмена 8 видов растений тундрового пояса Хибин при температурах 5, 15 и 34 °C, освещенности 30 клк, концентрации кислорода 2 и 21 %. Показано, что с увеличением температуры возрастает выделение CO_2 на свету, составляя соответственно 5, 8 и 23 % величины фотосинтеза при концентрации кислорода, близкой к нулю. В этом выделении доля темнового дыхания увеличивается с повышением температуры примерно от 1/3 до 2/3. Значительная роль в снижении фотосинтеза принадлежит подавлению кислородом собственно механизма фотосинтеза (эффекту Варбурга 1-го рода), величина которого также возрастает при увеличении температуры от 23 до 35 %. Величины УКП тундровых растений ниже таковых у растений других зон и составляют 0.025—0.1 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$. На свету реассимилируется до 70 % CO_2, образуемого в процессах темнового дыхания и фотодыхания.

В исследовании продуктивности и адаптации тундровых растений одним из основных аспектов является анализ углекислотного газообмена отдельных видов растений. При этом особый интерес представляет изучение взаимосвязи процессов фотосинтеза и дыхания. В листе наряду с фотосинтетическим усвоением CO_2 протекают процессы выделения CO_2 в результате фотодыхания ассимилирующих тканей листа и темнового дыхания как ассимилирующих, так и неассимилирующих тканей. Фотодыхание является одним из важнейших процессов газообмена. Его молекулярные основы детально обсуждены в литературе и связаны главным образом с бифункциональностью фермента пентозофосфатного цикла — РДФ карбоксилазы/оксигеназы. Этот фермент способен не только карбоксилировать субстрат, но и окислять его (см.: Chollet, Ogren, 1975; Ogren, Chollet, 1982). Вследствие этого имеющийся в воздухе O_2, с одной стороны, за счет конкуренции за субстрат-ферментный комплекс снижает интенсивность поглощения CO_2 (эффект Варбурга 1-го рода W_1), а с другой — активирует гликолатный цикл и тем самым усиливает выделение CO_2 на свету (эффект Варбурга 2-го рода W_2). Кроме того, часть CO_2, генерируемой в листе растения в процессах дыхания, вновь реассимилируется в процессе фотосинтеза.

Таким образом, углекислотный газообмен ассимилирующего органа растения слагается из следующих процессов: истинного и наблюдаемого фотосинтеза, выделения CO_2 на свету, осуществляемого в результате фото- и темнового дыхания, ингибирования кислородом механизма фотосинтеза и реассимиляции CO_2. Незначительное количество CO_2 может усваиваться C_3- и C_4-растениями и в темноте.

Одним из ведущих факторов, определяющих интенсивности фотосинтеза и дыхания и их соотношение, особенно у C_3-растений, является температура. Однако температурные зависимости фотосинтеза и соотношение между отдельными компонентами газообмена у растений контрастных по температурным условиям природных зон исследованы слабо. Изучены величины составляющих CO_2-газообмена у различных сортов пшеницы, адаптированных к климатическим условиям средней полосы (Быков, 1983). Имеются данные для растений пустынной зоны (Вознесенский и др., 1984) и начато исследование показателей газообмена растений Крайнего Севера (Tieszen, 1973; Ледяйкина, Герасименко, 1983).

Скорость ассимиляции CO_2 тундровыми растениями в естественных условиях их произрастания ограничена низкой температурой. В частности, растения хибинской тундры осуществляют свою ассимиляционную деятельность в основном при температуре 5—15° (Медведев, 1964) и при этом только 30 % времени — при оптимальной температуре (Герасименко, Заленский, 1982), поэтому задачей настоящей работы явилась количественная оценка компонентов углекислотного газообмена растений тундры Хибин при различной температуре.

Материал и методика

Исследования CO_2-газообмена проводили в окрестностях Полярно-Альпийского ботанического сада около г. Кировска на доминантах и субдоминантах тундровых сообществ Хибин, относящихся по ареалу к субарктическим, субарктическим горным, аркто-альпийским и арктическим видам, принадлежащим к различным жизненным формам. Исследовано 8 видов растений: кустарник — *Betula nana* L.; кустарнички — *Arctous alpina* (L.) Niedz., *Dryas octopetala* L., *Salix reticulata* L.; травянистые многолетники — *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Solidago lapponica* With., *Poa alpina* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill. Растения исследовали в июле и августе, все в фазе плодоношения, а *S. lapponica* — в фазе цветения. Пробы листьев брали в кустарничковой тундре на высоте 450—470 м над ур. м. на северо-восточном склоне горы Вудъявчорр.

Исследования составляющих газообмена выполнены по методике О. Д. Быкова (1962, 1969), основанной на математическом описании процесса газообмена в замкнутой системе. Для определения основных параметров газообмена находили константу интенсивности фактического (истинного) фотосинтеза K_1, характеризующую величину потока CO_2, входящего в лист, и интенсивность выделения CO_2 (фактического дыхания) на свету K_2. По этим величинам рассчитывали интенсивности истинного ($\Phi_{\text{ист}}$) и наблюдаемого ($\Phi_{\text{наб}}$) фотосинтеза. Использование газовой смеси с низким содержанием кислорода позволило оценить величины истинного фотосинтеза при концентрации O_2, близкой к нулю ($\Phi^0_{\text{ист}}$), когда отсутствует фотодыхание, и величину выделения CO_2 за счет темнового дыхания на свету — K_2^0, которая рассчитывается путем экстраполяции значений K_2 к нулевой концентрации O_2.

Величины эффектов Варбурга 1-го и 2-го родов (W_1 и W_2) найдены по экспериментально выявленным зависимостям K_1 и K_2 от концентрации O_2 (Быков, Сахаров, 1980). Содержание CO_2 в системе регистрировали с помощью инфракрасного газоанализатора Инфралит-4. Температуру листа, находящегося в листовой камере, контролировали микроэлектротермометром АФНИИ. Параметры газообмена измеряли при искусственном освещении (лампа ДРЛ), освещенность составляла 28—30 клк.

Результаты исследования и обсуждение

На рис. 1 представлены относительные величины составляющих CO_2-газообмена отдельных видов растений при температурах 5, 15 и 34° ($\Phi^0_{\text{ист}}=100$ %). В табл. 1 приведены средние значения этих величин для всех исследованных растений.

В условиях оптимальной температуры 15° и естественной концентрации CO_2 и O_2 интенсивность наблюдаемого фотосинтеза оказывается сниженной на 30 % по сравнению с его величиной при концентрации O_2, близкой к нулю, причем значительная доля этого снижения (в среднем 23 %) обусловлена действием кислорода на механизм фотосинтеза (W_1). Выделение CO_2 на свету K_2 составляет 6—10 %, на долю темнового дыхания в этом выделении K_2^0 приходится около 3 %.

При субоптимальной температуре 4—5°, которая часто наблюдается в естественных местообитаниях тундровых растений, ассимиляционная деятельность у исследованных видов осуществляется успешно — интенсивность $\Phi^0_{\text{ист}}$ составляет 50—80 % от зарегистрированной в зоне температурного оптимума. Многие исследователи связывают этот факт с меньшей энергией активации отдельных реакций фотосинтетического цикла арктических растений (Phillips, McWilliam, 1971; Feher, Devay, 1975). При этом следует обратить внимание на то, что в условиях низкой температуры по сравнению с оптимальной абсолютная величина полного эффекта Варбурга ($W=W_1+W_2$) падает примерно в 2 раза, а относительная его величина ($W/\Phi^0_{\text{ист}}$) уменьшается всего на $^1/_3$ (табл. 2). Это объясняется тем, что относительная величина угнетения фотосинтеза W_1 в интервале этих температур остается практически постоянной (см. табл. 1), а изменяется только величина W_2. Наибольшая величина выделения CO_2 на свету K_2 при 5° зарегистрирована у *Dryas octopetala* — 6.3 %.

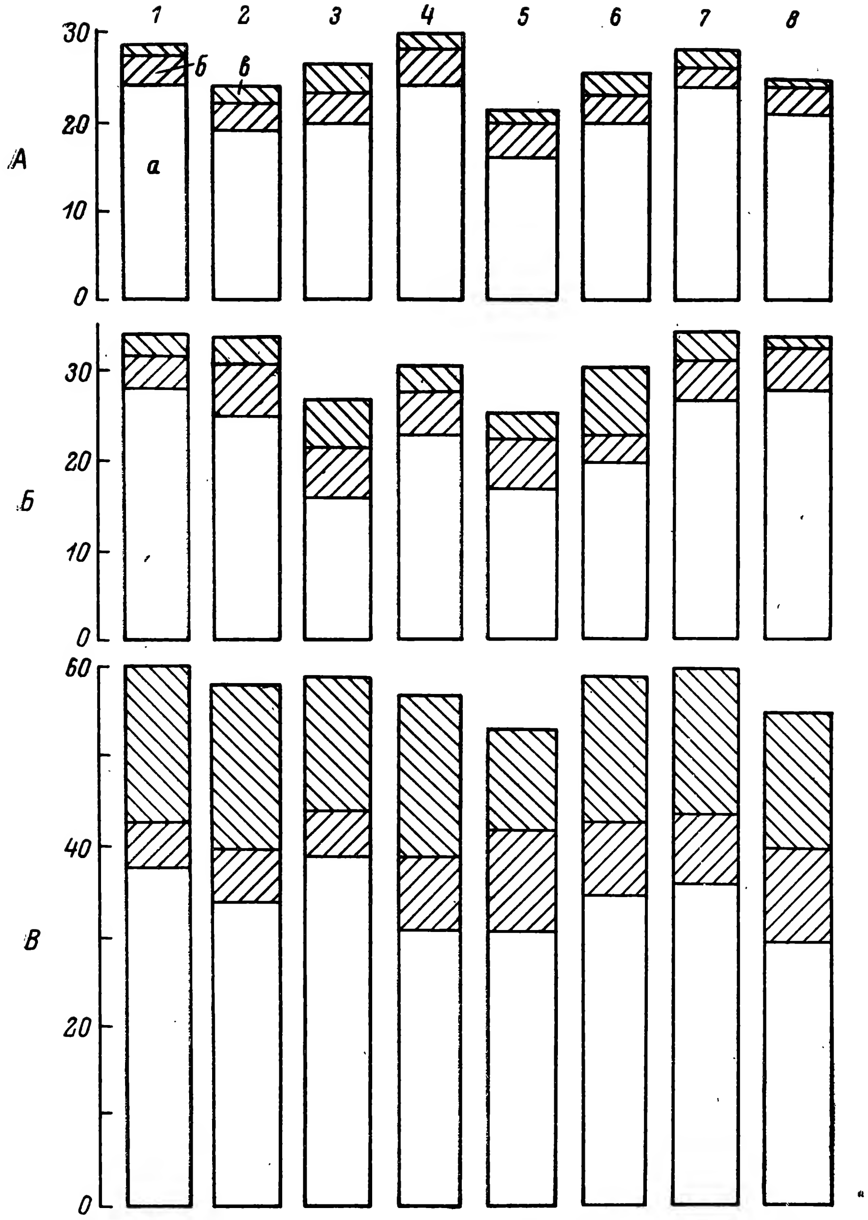


Рис. 1. Относительные величины составляющих CO_2-газообмена ($Ф^0_{ист}=100$ %) тундровых растений Хибин при различных температурах, снижающих наблюдаемую интенсивность фотосинтеза.

T, °C: *А* — 5, *Б* — 15, *В* — 34; *а* — подавление кислородом механизма фотосинтеза (W_1), *б* — выделение CO_2 при фотодыхании (W_2), *в* — выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания (K_2^0). ($Ф_{наб}=Ф^0_{ист}-W_1-K_2$; $K_2=K_2^0+W_2$).

1 — *Betula nana*, *2* — *Arctous alpina*, *3* — *Dryas octopetala*, *4* — *Salix reticulata*, *5* — *Oxytropis sordida*, *6* — *Solidago lapponica*, *7* — *Poa alpina*, *8* — *Oxyria digyna*. *На оси ординат* — процент от $Ф^0_{ист}$.

По-видимому, это связано с наличием большого количества структурных нефотосинтезирующих тканей в листовых пластинках этого растения, о чем свидетельствует низкое содержание воды в них (63 %).

При высокой температуре отмечается спад фотосинтеза, вызванный как уменьшением $Ф^0_{ист}$ за счет увеличения эффекта Варбурга W_1 — ингибирующее действие O_2 на механизм фотосинтеза составляет 35 %, так и выделения CO_2 на свету в гликолатном цикле ($W_2=8$ %). Увеличение фотодыхания обычно связывают с изменением кинетических свойств РДФК — при высокой темпе-

ТАБЛИЦА 1

Величины составляющих CO_2-газообмена растений тундрового пояса Хибин при различной температуре

(интенсивность света 30 клк, лето, 1983 и 1984 гг., а — интервал изменений величин для 8 исследованных видов, б — средние величины для всех этих видов)

Температура, °C		$\Phi^0_{ист}$	R	W_1	$\Phi^{21}_{ист}$	K^0_2	W_2	K_2	$\Phi_{наб}$	K_2/R	$1-K^0_2/R$	УКП, мг $CO_2\cdot л^{-1}$
		мг $CO_2\cdot г^{-1}\cdot ч^{-1}$		процент от $\Phi^0_{ист}$						%		
5	а	2.8—5.0	0.08—0.27	16—24	76—84	1.1—3.2	2.0—4.0	3.3—6.5	70—79	46—186	20—70	0.025—0.047
	б	3.9	0.16	21	79	2.0	3.0	5.0	74	120	46	0.032
15	а	4.6—6.8	0.26—0.53	16—28	72—84	2.5—5.0	3.5—7.2	6.0—10.7	64—77	72—185	20—63	0.043—0.096
	б	5.8	0.43	23	77	3.0	5.2	8.2	69	122	50	0.060
34	а	2.5—6.0	1.2—2.6	30—39	62—70	11—18	5—13	20—26	38—50	30—80	45—80	0.17—0.2
	б	3.8	1.8	35	65	15	8	23	42	51	60	0.18

ратуре уменьшается ее сродство к CO_2 (Laing e. a., 1974), а также с тем, что при увеличении температуры растворимость O_2 уменьшается в меньшей степени, чем растворимость CO_2 (Ku, Edwards, 1978). Доля темнового дыхания K^0_2 при высокой температуре также значительно возрастает, достигая при 34° в среднем 15 % от $\Phi^0_{ист}$.

Таким образом, при увеличении температуры усиливается ингибирующее действие O_2 на фотосинтез, а также возрастает выделение CO_2 на свету (рис. 2), что приводит к изменению соотношения между фотосинтезом и дыханием. Относительная величина наблюдаемого фотосинтеза снижается: если при 5—15° она составляла 69—74 % $\Phi^0_{ист}$, то при 34° — около 40 %. При высокой температуре отмечается большее, чем при других температурах, разнообразие величин составляющих CO_2-газообмена у разных видов, что связано, вероятно, с разной температурной устойчивостью их фотосинтетического аппарата. В наибольшей степени наблюдаемый фотосинтез $\Phi_{наб}$ подавлен у *Poa alpina* и *Dryas octopetala* (до 38 %) и значительно меньше — у *Arctous alpina* и *Oxyria digyna* (до 50 %) (см. рис. 1 и 2).

Представляет интерес сравнительная количественная оценка скоростей выделения CO_2 ассимилирующими органами на свету и в темноте. Литературные данные о соотношении этих величин весьма различны: фотодыхание может превышать темновое дыхание R в 3—5 раз или может быть в 2 раза ниже (Masarovičovà, 1980; Чмора, Слободская, 1985). Наши данные (см. табл. 1) показывают, что это соотношение у тундровых растений колеблется от 30 до 190 %, примерно так же, как у пустынных растений (Вознесенский и др., 1984).

В газообмене C_3-растений, как было отмечено, заметную роль играет реассимиляция CO_2, выделяющейся в результате темнового дыхания и фотодыхания. Этот процесс может происходить внутри ассимилирующих клеток, из межклетников и из прилистового слоя воздуха. Если признать, что процесс темнового дыхания R (цикл Кребса) на свету имеет такую же скорость, как в темноте (Заленский и др., 1980), то по величинам R и K^0_2 можно рассчитать степень реассимиляции CO_2 ($1-K^0_2/R$) у исследованных растений. При 15° она в среднем составляет 50 % (табл. 1), однако при этом не следует забывать, что реассими-

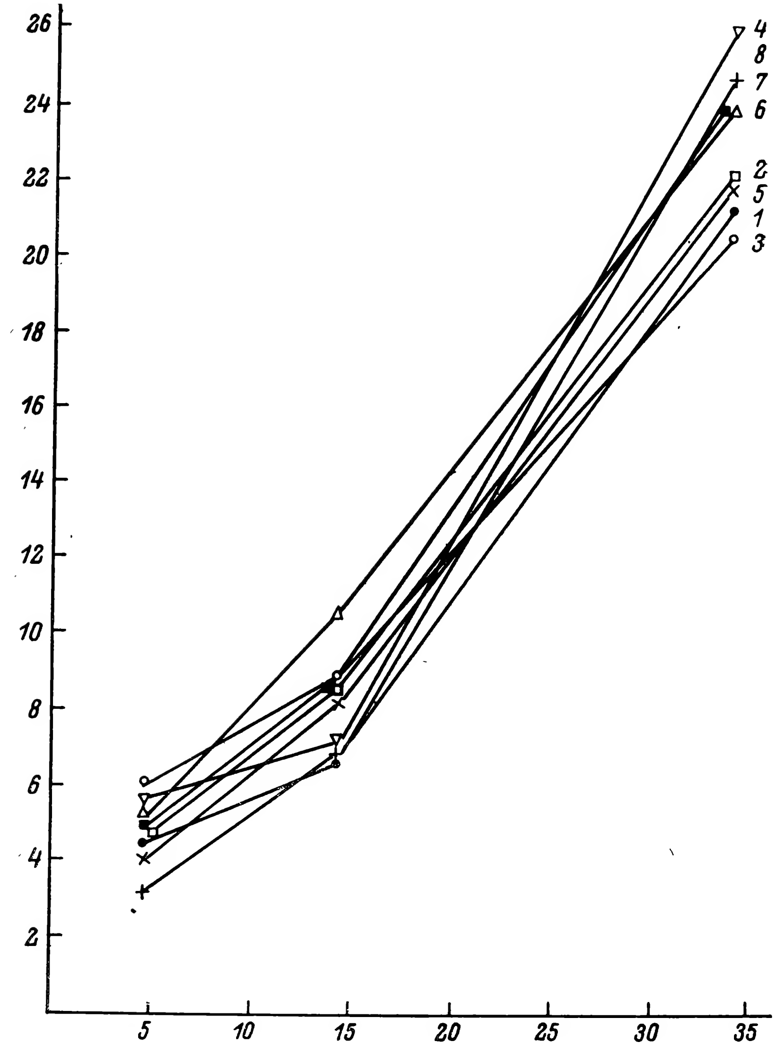


Рис. 2. Зависимость выделения CO_2 на свету от температуры.

На оси абсцисс — температура, °С; *на оси ординат* — относительная величина выделения CO_2 на свету, ($K_2/\Phi^0_{\text{ист}}$, %). *1—8* — то же, что на рис. 1.

ляция зависит от интенсивности фотосинтеза. Поэтому выделение CO_2 на свету за счет темнового дыхания при 2 % O_2 может быть несколько ниже, чем в воздухе, содержащем 21 % O_2. Проверить это предположение опытным путем пока не представляется возможным. Особо следует отметить очень высокую степень реассимиляции CO_2 при температурах 5—15° у *Oxyria digyna*, которая достигает 90 % от всей генерируемой CO_2 в процессе темнового дыхания.

Одной из важнейших характеристик газообмена является величина углекислотного компенсационного пункта — УКП (или Г), концентрации CO_2, которая устанавливается в замкнутой системе с ассимилирующим листом растения. Для C_3-растений характерны величины УКП в интервале 0.05—0.15 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$ (Вознесенский, 1968, 1983; Лайск, 1977; Smith e. a., 1976; Bauer, Martha, 1981). Высказывается предположение, что уровень УКП является постоянной величиной, отражающей температурные условия измерений и генетически заложенные особенности первичных этапов фотосинтетического усвоения углерода у различных видов растений (Bykov e. a., 1981). Величины УКП, полученные нами для различных C_3-растений тундрового пояса Хибин при температурах 5—15°, укладываются в пределы 0.025—0.1 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$, причем среднее их значение соответствует при 5° — 0.032, а при 15° — 0.06 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$. Более

ТАБЛИЦА 2

Величина эффекта Варбурга (W) при различных температурах (°С)

Вид	мг $CO_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$			Процент от $Ф^0_{ист}$		
	5	15	34	5	15	34
Betula nana	1.1	1.9	1.5	27	37	41
Arctous alpina	0.63	1.4	1.4	22	31	41
Dryas octopetala	0.84	1.2	1.5	30	22	44
Salix reticulata	1.38	1.8	1.5	27	28	31
Oxytropis sordida	0.6	1.75	2.7	16	22	46
Solidago lapponica	0.9	1.35	1.5	22	27	43
Poa alpina	0.35	1.95	1.64	26	32	50
Oxyria digyna	1.1	1.5	0.7	31	32	25

низкая величина УКП у тундровых растений по сравнению с УКП растений других климатических зон свидетельствует о том, что у них, по-видимому, и структурная организация листа, и метаболические процессы при температуре существования направлены на сохранение уже ассимилированного углерода. Об этом говорит довольно большая степень реассимиляции CO_2, достигающая 70 %, а также очень незначительные величины фотодыхания (до 7 %) и общего выделения CO_2 на свету (до 11 %). Для растений умеренной зоны эти величины соответствуют 20—30 % (Чмора, Слободская, 1985).

О зависимости интенсивности фотодыхания от кислорода в литературе имеются противоречивые данные. По мнению А. Х. Лайска (1977), эта зависимость линейна вплоть до 21 %, а затем довольно резко переходит на плато, после чего скорость фотодыхания остается постоянной до 100 % O_2, однако в ряде работ (Forrester e. a., 1966; Chollet, Ogren, 1975) указывается, что фотодыхание неуклонно возрастает до 100 % содержания кислорода. Такая линейная зависимость W_2 от концентрации O_2 была подтверждена в работе Быкова и Сахарова (1980). Исходя из этого для растений Хибин были рассчитаны величины выделения CO_2 на свету, которые оценивались в 8—11 % (Ледяйкина, Герасименко, 1983). В настоящей работе величины фотодыхания мы рассчитывали по фактическим зависимостям его от O_2. Как выяснилось при более тщательном анализе всего экспериментального материала, эти величины свидетельствуют о нелинейной зависимости фотодыхания от концентрации кислорода, поэтому приведенные значения K_2 выше, чем опубликованные ранее.

Таким образом, относительно слабая ассимиляционная деятельность растений на Крайнем Севере, осуществляющаяся в условиях невысоких температур, характеризуется рядом особенностей CO_2-газообмена, направленных на эффективное использование в жизнедеятельности растений уже ассимилированного в процессе фотосинтеза CO_2. В среднем у них очень небольшие относительные величины общего выделения CO_2 на свету (около 8 %); за счет темнового дыхания — 3 и фотодыхания — 5 %; достаточно большая степень реассимиляции CO_2 (до 70 %) и значительно более низкая концентрация CO_2 в УКП (0.025—0.06 мг $CO_2 \cdot л^{-1}$), чем у растений других климатических зон.

ЛИТЕРАТУРА

Быков О. Д. К анализу кинетики газообмена растений на свету. — Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 4, с. 408—414. — *Быков О. Д.* Об интенсивности дыхательного газообмена при фотосинтезе. — Бюл. ВИР, 1969, т. 14, с. 19—24. — *Быков О. Д.* Соотношение фотосинтеза и дыхания в CO_2-газообмене на свету у листьев C_3-растений в зависимости от температуры. — Физиол. раст., 1983, т. 30, вып. 4, с. 629—637. — *Быков О. Д., Сахаров Б. В.* Фотосинтетический CO_2-газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга. — Физиол. раст., 1980, т. 27, вып. 6, с. 1125—1134. — *Вознесенский В. Л.* Об углекислотном компенсационном пункте газообмена у растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 5, с. 586—598. — *Вознесенский В. Л.* Об углекислотном компенсационном пункте пустынных растений. — Проблемы освоения пустынь, 1983, № 2, с. 50—57. — *Вознесенский В. Л., Ледяйкина Н. А., Ахмедов А. А.* Углекислотный газообмен пустынных растений Юго-Восточных Каракумов. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 24—32. — *Герасименко Т. В., Заленский О. В.* Особенности ассимиляционной деятельности растений в экосистемах тундровой зоны. — В кн.: Пространственная структура экосистем. Л.: Наука, 1982, с. 85—103. — *Заленский О. В., Зубкова Е. К., Мамушина Н. С., Филиппова Л. А.* К вопросу о взаимоотношениях фотосинтеза и дыхания в ассимилирующей клетке. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1241—1250. — *Лайск А. Х.* Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений. М.: Наука, 1977. 195 с. — *Ледяйкина Н. А., Герасименко Т. В.* CO_2-газообмен некоторых растений тундрового пояса Хибин, его зависимость от температуры и концентрации кислорода. — Тр. Всес. совещ. «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях». Иркутск, 1983, с. 56—64. — *Медведев П. М.* Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях. М.; Л.: Наука, 1964. 103 с. — *Чмора С. Н., Слободская Г. А.* Количественные соотношения дыхания на свету и в темноте у листьев C_3-растений. — Физиол. раст., 1985, т. 32, вып. 2, с. 292—297. — *Bauer H., Martha P.* The CO_2 compensation point of C_4 plants reexamination. — Z. Pflanzenphysiol., 1981, vol. 103, N 5, p. 445—451. — *Bykov O. D., Koshkin V. A., Čatsky J.* Carbon dioxide compensation concentration of C_3 and C_4 plants: dependence on temperature. — Photosynthetica, 1981, vol. 15, N 1, p. 114—121. — *Chollet R., Ogren W. L.* Regulation of photorespiration in C_3 and C_4 species. — Bot. Rev., 1975, vol. 41, p. 137—179. — *Feher M., Devay M.* Temperature-induced phase changes on the kinetics of photosynthetic electron transfer in winter and spring wheat chloroplasts. — Biochim. und Physiol. der Pflanzen, 1975, t. 167, N 3, S. 447—450. — *Forrester M. L., Krotkov G., Nelson C. D.* Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration, and respiration in detached leaves.— Plant Physiol., 1966, vol. 41, N 3, p. 422—427. — *Ku S.-B., Edwards G. E.* Oxygen inhibition of photosynthesis. — Planta, 1978, vol. 140, N 1, p. 1—6. — *Laing W. A., Ogren W. L., Hageman R. H.* Regulation of soybean net photosynthetic CO_2 fixation by the interaction of CO_2, O_2 and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase. — Plant Physiol., 1974, vol. 54, N 5, p. 678—685. — *Masarovičovà E.* Photosynthesis, photorespiration and mithohondrial respiration of *Fagus silvatica* L. seedlings: effects of temperature and oxygen concentration. — Photosynthetica, 1980, vol. 14, N 3, p. 321—325. — *Ogren W. L., Chollet R.* Photorespiration. — In: Photosynthesis. Vol. 2. Development, carbon metabolism and plant productivity / Ed. P. Govindjee. N. Y.; Toronto: Acad. Press, 1982, p. 191—230. — *Phillips P. J., McWilliam J. R.* Termal responses of primary carboxylating enzymes from C_3 and C_4 plants adapted to contrasting temperature environments. — In: Photosynthesis and photorespiration/Ed. M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer. N. Y.; Toronto: Wiley—Interscі., 1971, p. 97—104. — *Smith E. W., Tolbert N. E., Ku H. S.* Variables affecting CO_2 compensation point. — Plant Physiol., 1976, vol. 58, N 2, p. 143—146. — *Tieszen L. L.* Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses. — Arctic and Alpine Res., 1973, vol. 5, N 3, p. 239—251.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 I 1985.

УДК 581.84 : 581.48 : 582.522.2

Бот. журн., т. 71, № 8

И. Г. Зубкова, Л. К. Шабес

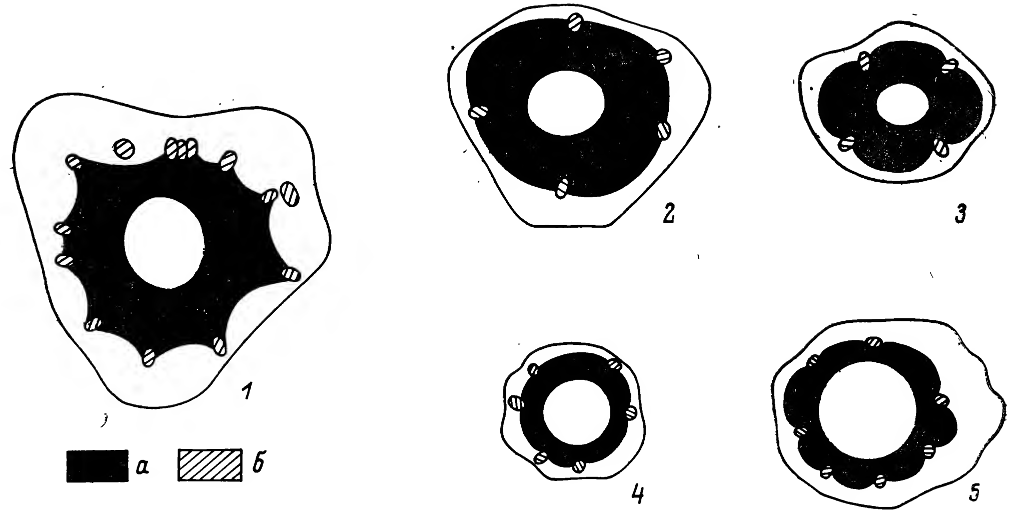
К УТОЧНЕНИЮ АНАТОМО-КАРПОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ РОДА *SPARGANIUM* (*TYPHACEAE*)

I. G. ZUBKOVA, L. K. SHABES. A CONTRIBUTION TO THE ANATOMO-CARPOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE GENUS *SPARGANIUM* (*TYPHACEAE*)

По анатомическому строению околоплодника все исследованные виды рода *Sparganium* делятся на две группы, соответствующие двум подродам: *Sparganium* и *Xanthosparganium*. Исключение составляют только монотипные циклы *Stenophylla* и *Americana*, относимые к подроду *Sparganium*, но по признакам анатомического строения околоплодника они идентичны видам другого подрода — *Xanthosparganium*.

Электронно-микроскопическое исследование показало, что род *Sparganium* характеризуется полиморфной ультраструктурой поверхности плода, каждый вид имеет свою структуру эпидермы перикарпия.

Род *Sparganium* L. содержит около 20 видов, распространенных главным образом в умеренной зоне северного полушария, а также в Австралии и Новой Зеландии. Флора СССР насчитывает 13 видов и 4 гибрида. По совокупности морфологических признаков систематики делят указанный род на два подрода: *Sparganium* и *Xanthosparganium* Holmb. Исследуя строение плодов третичных и современных ежеголовников, П. И. Дорофеев (1979) показал, что на основе



Схематическое изображение поперечного среза околоплодника (средняя часть плода).

1 — подрод *Sparganium* (*S. erectum*); *2*, *3* — подрод *Xanthosparganium* (*2* — *S. glomeratum*, *3* — *S. hyperboreum*); *4*, *5* — спорные виды (*4* — *S. japonicum*, *5* — *S. stenophyllum*); *а* — механическая ткань, *б* — проводящий пучок.

морфологических признаков строения эндокарпия виды рода четко распадаются на эти два подрода. Исключение составляют только монотипные циклы *Stenophylla* Juz. и *Americana* Juz. По его мнению, в системе рода что-то не учтено, так как виды этих циклов, относимые к подроду *Sparganium* (Юзепчук, 1934), отвечают признакам другого подрода — *Xanthosparganium*.

В предыдущем сообщении (Зубкова, Шабес, 1983) было показано анатомическое строение перикарпия 9 видов рода *Sparganium*. Данная работа завершает начатое исследование в объеме флоры СССР. К описанным ранее видам мы добавили четыре гибрида и два спорных вида из циклов *Stenophylla* и *Americana*. Поскольку виды ежеголовника в пределах каждого подрода различаются между собой недостаточно четко, мы провели исследование ультраструктуры поверхности плода с помощью сканирующего микроскопа, рассчитывая получить дополнительные диагностические признаки на уровне вида.

Как известно, для подрода *Sparganium* характерны следующие признаки околоплодника (см. рисунок, *1*): экзокарпий многослойный; эпидерму подстилает кольцо механической ткани шириной в 1—3 ряда клеток с равномерно утолщенными и одревесневшими оболочками. Мезокарпий состоит из округлых паренхимных клеток, нередко содержащих рафиды и друзы оксалата кальция. Эндокарпий представлен мощным слоем механической ткани с сильно утолщенными и одревесневшими оболочками клеток. На поперечном срезе в средней и базальной частях плода эндокарпий имеет вид 6—9-лучевой звезды. Обычно на концах этих лучей располагаются 10—15 проводящих пучков.

Подрод *Xanthosparganium* характеризует совсем иной набор анатомических признаков (см. рисунок, *2*, *3*). Экзокарпий всегда однослойный и представлен только эпидермой с одревесневшими и более утолщенными, чем в подроде *Sparganium*, оболочками клеток. Мезокарпий состоит из паренхимы. Для видов этого подрода характерно кольцо пигментированных клеток с содержимым вишнево-коричневого цвета, которое располагается либо непосредственно под эпидермой, либо немного отступя от нее. Эндокарпий на поперечном срезе имеет форму кольца, иногда с небольшими овальными лопастями. В углублениях между лопастями располагаются 4—8 проводящих пучков.

Исследование двух спорных видов — *Sparganium stenophyllum* Maxim. ex Meinsh. из цикла *Stenophylla* и *S. japonicum* Rothert из цикла *Americana* — показало, что по признакам анатомического строения перикарпия они идентичны видам подрода *Xanthosparganium* (см. рисунок, *4*—*5*). Таким образом, мнение Дорофеева о необходимости уточнения системы рода *Sparganium* подтверждают и наши данные.

Помимо двух спорных видов, мы исследовали структуру перикарпия у четырех гибридов, которые С. К. Черепанов (1981) в отличие от С. В. Юзепчука ввел в систему рода: *S.* ×*longifolium* Turcz. ex Ledeb. (*S. emersum* Rehm. × *S. gramineum* Georgi), *S.* ×*oligocarpum* Ångstr. (*S. emersum* Rehm. × *S. minimum* Wallr.), *S.* ×*speirocephalum* Neum. (*S. angustifolium* Michx. × *S. gramineum* Georgi), *S.* ×*splendens* Meinsh. (*S. angustifolium* Michx. × *S. emersum* Rehm.). Все эти гибриды, включая родительские виды, относятся к подроду *Xanthosparganium* и имеют характерную для него структуру перикарпия.

Если виды двух подродов *Sparganium* хорошо различаются между собой по строению околоплодника, то в пределах каждого подрода межвидовые различия выражены крайне слабо и сводятся к небольшим количественным вариациям отдельных признаков (число проводящих пучков, толщина кольца механической ткани и т. д.), поэтому мы предприняли попытку с помощью сканирующего микроскопа марки JEOL-35C найти дополнительные признаки, позволяющие различать виды внутри каждого подрода. Была исследована ультраструктура поверхности плодов 6 видов подрода *Sparganium*: *S. erectum* L., *S. japonicum*, *S. microcarpum* (Neum.) Raunk., *S. neglectum* Beeby, *S. stenophyllum*, *S. stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. и у 6 видов подрода *Xanthosparganium*: *S. angustifolium*, *S. emersum*, *S. glomeratum* Laest., *S. gramineum*, *S. hyperboreum* Laest., *S. minimum*.

Для приготовления препаратов использовали сухие плоды ежеголовника, которые наклеивали на специальные столики и напыливали золотом. Плоды фотографировали в трех положениях: общий вид (×30), средняя и верхушечная части плода (×300).

Анализ показал, что в роде *Sparganium* ультраструктура поверхности костянки в различных частях плода неодинакова. Так, например, если у *S. emersum* поверхность верхушечной части плода смятая, то в средней части видны четко очерченные прозенхимные клетки. У *S. japonicum* ультраструктура поверхности верхушки бугристо-ямчатая, а в средней части она образует узкие складки, вытянутые вдоль продольной оси плода, поэтому для получения достоверного материала сравнение видов между собой проводили по средней части костянки (см. таблицу).

Эпидерму перикарпия ежеголовника характеризует более или менее закономерное расположение основных клеток; специализированные структуры и трихомы отсутствуют. У видов *S. neglectum*, *S. microcarpum*, *S. emersum*, *S. glomeratum*, *S. angustifolium*, *S. hyperboreum* основные клетки эпидермы прозенхимные и вытянуты вдоль продольной оси плода (длина превышает ширину в 6—11 раз). У видов *S. stoloniferum*, *S. gramineum* и *S. minimum* форма основных клеток эпидермы близка к изодиаметрической. Очертания эпидермальных клеток прямолинейные или прямолинейно-округлые, реже — слабоизвилистые. Проекция площади эпидермальных клеток обычно прямоугольная (*S. minimum*) или пятиугольная (*S. stoloniferum*). Антиклинальные стенки эпидермальных клеток обычно выступают над поверхностью, в результате чего клетка в плане выглядит вогнутой, образуя как бы ячейку. Высота выступающих стенок неодинакова у различных видов; особенно они велики у *S. stoloniferum*, а у *S. erectum* антиклинальные стенки образуют довольно высокий бортик. У видов *S. japonicum* и *S. stenophyllum* трудно определить границы отдельных клеток, и поэтому поверхность эпидермы кажется сглаженной, слегка волнистой или измятой.

Как показало исследование, род *Sparganium* характеризуется полиморфной ультраструктурой поверхности плода. Каждый исследованный вид имеет свою структуру эпидермы перикарпия, причем более или менее сходное строение эпидермы можно встретить и у видов из разных подродов, однако выявить определенную закономерность в распределении типов этих структур пока не представляется возможным.

Авторы признательны за помощь в работе Н. В. Ченцовой и Т. А. Федотовой.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. К систематике третичных *Sparganium.* — В кн.: Сов. палеокарпология. М.: Наука, 1979, с. 53—121. — *Зубкова И. Г., Шабес Л. К.* Анатомическое строение околоплодника видов *Sparganium* (*Sparganiaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 381—385. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юзепчук С. В.* Сем. *Sparganiaceae.* — В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 216—229.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский педагогический институт.

Получено 31 I 1985.

УДК 581.465 : 582.536 : 551.482.2 : (47+57)

Бот. журн., т. 71, № 8

А. Г. Сидорский, С. В. Баранов, А. Н. Булгачев, А. А. Емельянов

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ СОЦВЕТИЙ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ РЕК БАССЕЙНА ДНЕПРА ПО СРАВНЕНИЮ С ПОПУЛЯЦИЯМИ РЕК ВОЛЖСКО-ОКСКОГО БАССЕЙНА

A. G. SIDORSKY, S. V. BARANOV, A. N. BULGACHEV, A. A. YEMELYANOV. SEX STRUCTURE CHARACTERISTICS OF THE INFLORESCENCES OF *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* (*ALISMATACEAE*) IN THE POPULATIONS OF SOME DNIEPER BASIN RIVERS AS COMPARED TO THOSE OF THE VOLGA-OKA BASIN RIVERS

Изучена половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* в популяциях рек Днепровского бассейна: Сейм, Десна, Днепр. Описан высокий полиморфизм вида по этому признаку. Впервые обнаружены растения, формирующие соцветия только с тычиночными цветками (в популяциях рек Сейм и Десны). В некоторых популяциях отмечена относительно большая часть особей, содержащих в соцветиях отмершие зачатки цветков чаще всего одного пола. Число модификаций первой и второй мутовок соцветий значительно выше у растений Днепровского бассейна, чем Волжско-Окского. В популяциях первого бассейна отсутствовали растения, несущие соцветия с обоеполыми цветками, в то время как популяции Волжско-Окского бассейна часто формировали цветки такого типа. В целом по совокупности всех признаков соцветий можно заключить, что экологические условия для произрастания вида более благоприятны в реках Волжско-Окского бассейна, чем Днепровского.

У стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L. сочетаются многие примитивные и прогрессивные черты покрытосеменных растений (Цвелев, 1982; Деев, 1984). Предварительными опытами было показано, что половая структура этого вида представляет собой, вероятно, наиболее лабильный признак, четко реагирующий на изменение условий окружающей среды (Сидорский, Деев, 1981). Исследованные популяции стрелолиста обыкновенного в некоторых реках Волжско-Окского бассейна показали, что в каждой реке у растений наряду с половыми формами соцветий, свойственными только данной популяции, имеются формы, характерные для всех популяций этого бассейна (Сидорский и др., 1984). В 1983 г. были дополнительно изучены еще три популяции, произрастающие в бассейне Оки: в реках Бужа, Пра и в Мещерских (Клепиковских) озерах. Полученные данные не изменили общей картины распределения модификационных форм соцветий стрелолиста обыкновенного, обнаруженного нами в популяциях Волжско-Окского бассейна. В связи с этим было интересно установить, характерен ли подобный тип полового полиморфизма стрелолиста обыкновенного только для рек этого бассейна или он присущ популяциям вида и из других бассейнов рек? Для сравнения были исследованы популяции рек бассейна Днепра.

Материал и методика

Материал собрали во время экспедиции по рекам бассейна Днепра. Были изучены популяции рек: Сейм на отрезке от г. Льгова до устья (496 км), Десны — от впадения в нее р. Сейм до устья (363 км), Днепр — от места впадения р. Десны до г. Канева (Каневское водохранилище, 155 км). Через каждые 2 км маршрута в нескольких местах отбирали по 20—30 растений, у которых анализировали половую структуру соцветий.

Результаты исследований и обсуждение

В табл. 1 приведена общая характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного изученных популяций. В популяциях рек Сейм и Десна впервые нами были обнаружены растения с мужскими соцветиями (рис. 1). В популяции Десны примерно каждое четвертое растение с простой мутовчатой кистью и каждое пятое со сложной (соцветие, у которого из первой мутовки центральной кисти отходит одна или несколько боковых кистей), были представлены исключительно мужскими растениями. В популяциях рек Волжско-Окского бассейна из описанных почти 29 тыс. растений мы обнаружили лишь одно (!) с мужским соцветием (Сидорский и др., 1984); кроме того, в популяциях всех этих рек не обнаружено ни одного соцветия с обоеполыми цветками. В то же время в реках Пьяна и Ветлуга Волжско-Окского бассейна растений с соцветиями, несущими тычиночные, пестичные и обоеполые цветки, имелось довольно много (17.5 и 2.8 % соответственно). Отмечено еще одно различие популяций этих двух бассейнов: в реках Днепровского бассейна преобладают растения со сложными соцветиями (56.9 %), а Волжско-Окского — с простыми (80.1 %). В Каневском водохранилище р. Днепр 73.4 % растений формируют сложное соцветие, поэтому форма соцветия этого растения, считающаяся в ботанической литературе типичной (простая трехчленная мутовчатая кисть, в которой одна или две нижние мутовки представлены пестичными цветками, остальные — тычиночными), для этой популяции оказывается нетипичной.

Разнообразие половых форм соцветий стрелолиста обыкновенного, возникающее за счет различного сочетания разнополых цветков в мутовках и изменения числа цветков в них, довольно велико. Всего мы описали 179 форм соцветий, из них 68 с простой мутовчатой кистью, а 111 — со сложной. Особенно велико разнообразие растений стрелолиста обыкновенного по этому показателю в популяции р. Сейм — 158 форм (Десна — 28, Днепр — 53 формы). Такое различие между популяциями исследованных рек можно объяснить разными экологическими особенностями.

Как было показано в предыдущих исследованиях (Сидорский, Деев, 1981), ухудшение условий среды для роста и развития растений стрелолиста обыкновенного сказывается прежде всего в резком сокращении разнообразия половых

ТАБЛИЦА 1

Общая характеристика половой структуры соцветий стрелолиста обыкновенного

Местообитание популяции в реках	Число проанализированных соцветий	Частота встречаемости растений с разной половой формой соцветий, %				Число разных вариантов соцветий			
		простой		сложной		простых		сложных	
		цветки в соцветиях							
		мономорфные	диморфные	мономорфные	диморфные	мономорфные	диморфные	мономорфные	диморфные
Сейм	4590	4.1	42.5	5.0	48.4	11	45	18	84
Десна	330	15.1	45.5	6.1	33.3	5	8	3	12
Днепр	1390	—	26.6	2.9	70.5	—	28	4	21
Среднее	2103	3.8	39.3	4.6	52.3	14	54	22	89

ТАБЛИЦА 2

Число модификаций элементов соцветий,
обусловливающее разнообразие половых форм стрелолиста обыкновенного

Местообитание популяции в реках	Простая кисть			Сложная кисть				
				центральная кисть			боковые кисти	
	порядок расположения нетипичных мутовок *						число	нетипичные мутовки
	I	II	III	I	II	III		
Сейм	29	20	5	36	28	5	2	6
Десна	6	9	—	11	7	1	2	—
Днепр	17	12	1	19	13	—	2	2
Среднее	17.3	13.7	2	22	16	2	2	2.7

* Нетипичные мутовки отличаются от типичных числом или полом цветков.

форм соцветий и уменьшении мест произрастания. Наиболее благоприятные экологические условия отмечены на р. Сейм. Десна характеризуется большой полноводностью и сильным течением. В Каневском водохранилище, в котором искусственно регулируется уровень воды, в ряде мест произрастания многие популяции стрелолиста обыкновенного даже во второй декаде августа 1984 г. еще не цвели.

Как и для популяций рек Волжско-Окского бассейна, разнообразие половых форм соцветий стрелолиста обыкновенного бассейна Днепра идет за счет модификаций первых двух мутовок соцветий, при этом вариабельность первой мутовки выше, чем второй (табл. 2).

Число модификаций всех мутовок значительно выше у растений Днепровского бассейна, чем Волжско-Окского. Так, в среднем первая и вторая мутовки простого соцветия в популяциях рек бассейна Днепра имеют соответственно 17.3 и 13.7 модификаций, в то время как в популяциях Волги и Оки — 5.0 и 4.8.

В табл. 3 приводятся наиболее распространенные половые формы простого соцветия стрелолиста обыкновенного в разных популяциях рек бассейна Днепра. Наиболее распространенными и общими для всех популяций были растения с формулой соцветия 3 ♀ — 2 ♀ 1 ♂ (в первой мутовке три пестичных цветка, во второй — два пестичных и один тычиночный). Для популяций рек Волжско-Окского бассейна такой формой было соцветие 3 ♀ — 3 ♂ (типичная мутовчатая кисть с тремя пестичными цветками в первой мутовке и тремя тычиночными — во второй).

Впервые были обнаружены растения, в соцветиях которых в одной или нескольких мутовках имелись отмершие зачатки цветков на разных этапах их развития (рис. 2). Не обнаружено ни одного соцветия с полностью отмершими зачатками цветков. В некоторых случаях можно было точно установить пол отмерших зачатков цветков. Но если отмирание произошло на очень ранних этапах органогенеза цветка, то его пол определить было невозможно. Наличие в популяциях таких растений совместно с растениями, имеющими нормальные цветки, исключает влияние каких-либо факторов среды на процесс формирования цветков. Растения с отмершими зачатками цветков отмечены на всех исследованных участках рек Сейм и Десны, но не обнаружено ни одной популяции, все особи которой имели бы в соцветиях один или несколько отмерших зачатков цветков. Дать точное объяснение этому явлению в силу его малоизученности пока нельзя; однако в качестве рабочей гипотезы можно допустить, что в этих популяциях имеют место начало дальнейшей половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, переход от однодомного к двудомному состоянию, так как часто наблюдается, что в результате отмирания зачатков пестичных цветков соцветие становится мужским.

В большинстве случаев отмирание зачатков в простых соцветиях происходит в первой мутовке, реже — во второй (за исключением популяции р. Десны) и очень редко — в третьей (табл. 4). Если зачатки отмирают одновременно в двух или трех мутовках, то чаще это происходит в первой и второй. У каждого

ТАБЛИЦА 3

Характеристика первых двух мутовок
простых соцветий стрелолиста обыкновенного,
наиболее часто встречающихся в местных популяциях бассейна Днепра
(процент от общего числа растений)

Река	Половая формула			
Сейм	3 ♀—1 ♀ 2 ♂ 10.9	3 ♀—3 ♂ 8.7	3 ♀—2 ♀ 1 ♂ 7.8	3 ♀—3 ♀ 5.7
Десна	3 ♀—2 ♀ 1 ♂ 36.4		0—0 6.6	
Днепр	3 ♀—2 ♀ 1 ♂ 6.5	3 ♀—3 ♀ 2.9	3 ♀—1 ♀ 2 ♂ 2.7	3 ♀—3 ♂ 2.2

Примечание. Половые формулы первой и второй мутовок отделены тире, цифра перед обозначением пола цветка указывает на число цветков. 0 — мутовки с отмершими зачатками цветков.

четвертого растения популяции р. Сейм, имеющих отмершие зачатки цветков, был установлен их пол. В популяции р. Десны пол отмерших зачатков был определен только у каждой десятой особи (все пестичные), в популяции р. Днепр ни у одного отмершего зачатка пол установить не удалось.

У многих растений отдельные мутовки полностью состоят из отмерших зачатков (46.4 %), за исключением днепровской популяции, растения которой в каждой мутовке имели нормальные цветки вместе с отмершими зачатками. Число растений, в соцветиях которых отмечены мутовки с полностью и частично отмершими зачатками, было незначительным (10.7 % по сравнению с 89.3 % растений, несущих или полностью или только частично отмершие зачатки в мутовке). Растения, формирующие соцветия с отмершими зачатками цветков, широко распространены в изученных популяциях (в среднем 20.7 % растений популяций днепровского бассейна, 16.8% растений популяции р. Сейм, 55.0% — р. Десны, 24.3 % — р. Днепр).

На рис. 3 схематически показаны наиболее распространенные половые формы простых соцветий по всем трем изученным популяциям. Типичные для стрелолиста обыкновенного первые две мутовки (3 ♀ — 3 ♀, 3 ♀ — 3 ♂) представлены всего у 28 % растений. В то же время растения, в соцветиях которых во второй мутовке наряду с пестичными цветками присутствуют и тычиночные, составляют 40.9 %. В популяциях рек этого бассейна 5.2 % растений являются мужскими. В реках Волжско-Окского бассейна среди самых распространенных половых форм простых соцветий, установленных у 73.2 % всех растений,особи с типичной для этого вида мутовчатой кистью составляли большинство (43.6 %).

В табл. 5 представлены наиболее распространенные половые формы сложных соцветий стрелолиста обыкновенного для каждой популяции. У всех популяций общим является соцветие с формулой 2 ♀ 2 ♂ — 3 ♀. Наибольшее распространение в популяции р. Сейм имеют растения со сложным соцветием, имеющим формулу 2 ♀ — 3 ♀, в популяции р. Десны — 3 ♀ 1 ♂ — 3 ♀, р. Днепр — 2 ♀ 1 ♂ — 2 ♀ 1 ♂ (необходимо помнить, что из первой мутовки центральной кисти отходит боковая кисть). Сложные соцветия типа 2 ♀ — 3 ♀ были характерны для всех изученных популяций рек Волжско-Окского бассейна.

На рис. 4 показаны наиболее распространенные половые формы сложных соцветий популяций рек Днепровского бассейна. Самым распространенным сложным соцветием является форма 2 ♀ — 3 ♀, в то время как в популяциях рек Волжско-Окского бассейна — 2 ♀ — 3 ♂. Оба соцветия представляют собой модификацию типичной формы простого соцветия с заменой в нижней мутовке центральной кисти одного пестичного цветка боковой.

В сложных соцветиях, так же как и в простых, отмечены случаи отмирания зачатков цветков (табл. 6). Если зачатки отмирают только в одной мутовке, то обычно это первая или вторая мутовка центральной кисти (например, в популяциях рек Сейм и Днепр). У растений популяции р. Десны это явление от-

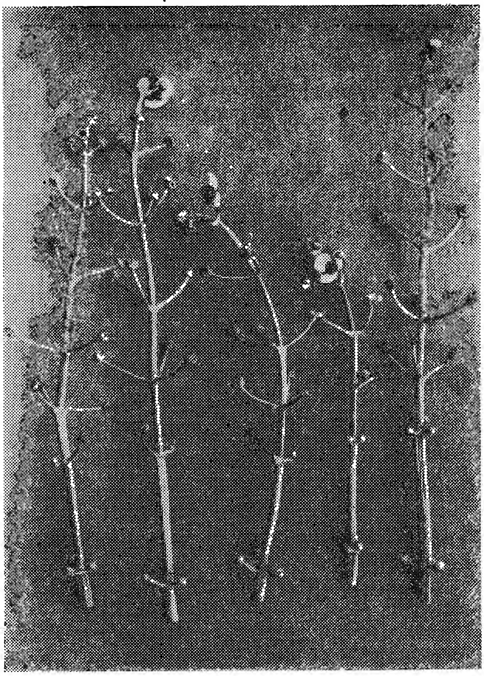


Рис. 1. Мужские соцветия стрелолиста обыкновенного.

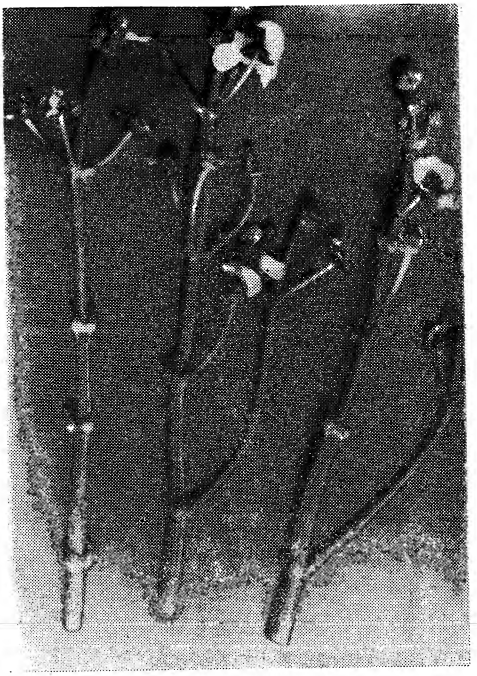


Рис. 2. Отмершие зачатки цветков в нижних мутовках соцветий.

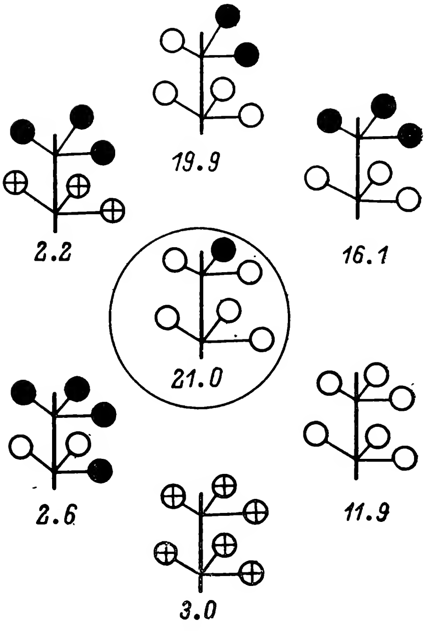


Рис. 3. Частота встречаемости растений, имеющих наиболее распространенные половые формы простой мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений во всех популяциях).

Здесь и на рис. 4: *темные кружки* — тычиночные цветки, *светлые* — пестичные, *кружки с крестом*— отмершие зачатки цветков.

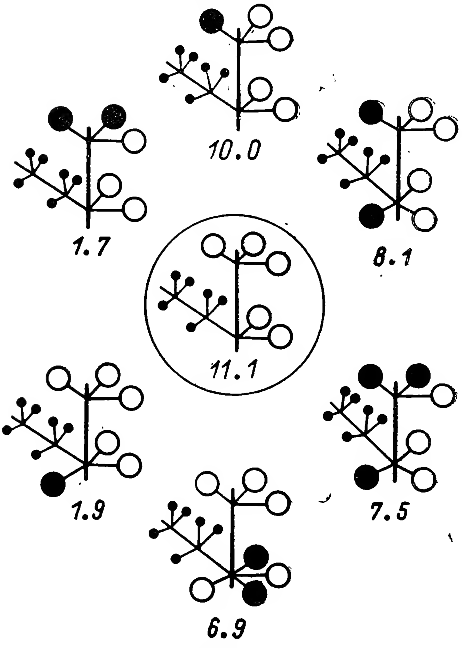


Рис. 4. Частота встречаемости растений, имеющих наиболее распространенные половые формы сложной мутовчатой кисти (в процентах от общего числа исследованных растений во всех популяциях).

ТАБЛИЦА 4

Характеристика простых соцветий стрелолиста обыкновенного, имеющих отмершие зачатки цветков (процент от общего числа растений, имеющих простые соцветия с отмершими зачатками цветков)

	Популяции рек			В среднем в популяции
	Сейм	Десна	Днепр	
Растения				
а) имеющие отмершие зачатки цветков только в мутовках				
первой	41.7	18.2	44.7	37.4
второй	19.4	27.3	21.9	21.4
третьей	—	—	11.5	1.8
б) имеющие отмершие зачатки цветков одновременно в мутовках				
первой-второй	30.6	45.0	10.7	30.4
первой-второй-третьей	5.5	9.5	—	5.4
второй-третьей-четвертой	2.8	—	—	2.1
второй-третьей	—	—	11.2	1.5
Растения, имеющие соцветия, в которых пол отмерших цветков				
а) установлен,	25.0	9.7	—	17.9
из них тычиночных цветков	9.2	—	—	7.1
пестичных цветков	15.8	9.7	—	10.8
б) не установлен	75.0	90.3	100.0	82.1
Растения, имеющие в соцветиях мутовки				
а) с полностью отмершими зачатками цветков	52.9	63.3	—	46.4
б) с отмершими и нормальными цветками в одной мутовке	33.2	27.6	100.0	42.9
в) смешанные мутовки (а+б)	13.9	9.1	—	10.7

мечено только во второй или третьей мутовках. Когда процесс гибели зачатков цветков распространяется больше, чем на одну мутовку, наиболее интенсивно он происходит в первой и второй мутовках одновременно. В большинстве случаев (83 %) нельзя было установить пол отмерших зачатков цветков. Среди идентифицированных зачатков чаще всего встречались тычиночные цветки: 11.3 % из отмерших зачатков были тычиночные и только 5.7 % — пестичные. В популяции р. Днепр все идентифицированные отмершие зачатки были тычиночные. Обратное распределение пола среди отмерших зачатков отмечено в простых соцветиях (см. табл. 4). Кроме этого признака, два типа соцветий различаются и по распределению различных типов мутовок с отмершими зачатками. Если у растений с простыми соцветиями наибольшее число особей имело мутовки только с отмершими зачатками цветков, то у растений со сложным соцветием в большинстве случаев в мутовках сочетались нормальные цветки с отмершими зачатками. В среднем в популяциях Днепровского бассейна 14.7 % растений со сложным соцветием имели отмершие зачатки, в популяции р. Десны — 36.2 %, р. Сейм — 15.5, р. Днепр — 9.8. В целом особи, имеющие в простых и сложных соцветиях отмершие зачатки, составили в популяции р. Сейм 16.1 %, р. Десны — 48.5, р. Днепр — 13.6, а в среднем по всем популяциям — 17.3 %. Эти данные говорят о том, что растения с отмершими зачатками цветков составляют довольно высокую долю в изученных популяциях. Примерно каждое шестое растение в изученных регионах рек Днепровского бассейна, а в популяциях р. Десны каждое второе имеют в соцветии отмершие зачатки цветков. Важно отметить, что зачатки отмирают в той зоне соцветия, где обычно в норме формируются пестичные цветки (нижние мутовки).

Для выяснения связи процесса отмирания зачатков с их полом были рассмотрены и классифицированы мутовки соцветий, в которых наряду с отмершими зачатками находились нормальные цветки (табл. 7).

В популяции р. Сейм у 4.8 % растений с простым соцветием в мутовке вместе с отмершими зачатками можно было обнаружить одновременно и тычиночные,

ТАБЛИЦА 5

Характеристика первых двух мутовок сложных соцветий стрелолиста обыкновенного, наиболее часто встречающихся в популяциях бассейна Днепра (процент от общего числа растений)

Река	Половая формула		
Сейм	2 ♀—3 ♀ 7.4	2 ♀—2 ♀ 1 ♂ 5.2	2 ♀ 2 ♂—3 ♀ 4.1
Десна	—	—	3 ♀ 1 ♂—3 ♀ 12.1
Днепр	2 ♀ 1 ♂—2 ♀ 1 ♂ 16.5	2 ♀—2 ♀ 1 ♂ 9.4	2 ♀ 1 ♂—1 ♀ 2 ♂ 7.9

Таблица 5 (*продолжение*)

Река	Половая формула			
Сейм	2 ♀—1 ♀ 2 ♂ 3.0	2 ♀ 1 ♂—1 ♀ 2 ♂ 2.8	3 ♀ 1 ♂—3 ♀ 2.8	2 ♀ 1 ♂—2 ♀ 1 ♂ 2.6
Десна	2 ♀ 2 ♂—3 ♀ 6.1		—	—
Днепр	2 ♀—1 ♂ 2 ♀ 7.2	2 ♀—3 ♂ 6.5	2 ♀ 1 ♂—3 ♀ 4.3	2 ♀ 2♂ —3 ♀ 3.6

и пестичные цветки. У остальных растений с простым соцветием этой же популяции отмершие зачатки примерно с одинаковой вероятностью в одной мутовке соседствовали или с тычиночными, или с пестичными цветками. Отмечено, что с отмершими зачатками определенного пола чаще соседствовали в мутовке цветки того же пола.

В сложных соцветиях растений этой же популяции зависимость была несколько иная. Сложное соцветие можно квалифицировать как половую форму, степень половой дифференциации которой сдвинута в мужскую сторону в связи с тем, что боковая кисть в подавляющем большинстве случаев состоит из тычиночных цветков. Поскольку отмершие зачатки отмечены только в нижних мутовках соцветий, где в норме формируются пестичные цветки, то присутствие в мутовках этой зоны одновременно тычиночных и пестичных цветков можно считать показателем сдвига сексуализации растений в мужскую сторону. Учитывая вышесказанное, можно говорить о том, что в зоне мутовок, имеющих мужскую направленность развития (мутовки с тычиночными цветками, с тычиночными и пестичными цветками в одной мутовке и мутовки, несущие, кроме отмерших зачатков цветков, боковую кисть), отмечено максимальное число отмерших зачатков (76 %), из них большинство (47.8 %) с неустановленным полом. Если принять во внимание, что не отмечено ни одного отмершего зачатка тычиночного цветка в этой группе мутовок, то можно предположить, что зачатки с неустановленным полом начали свое формирование как пестичные цветки, но в силу каких-то причин прекратили развитие на ранних этапах органогенеза. В популяции р. Десны в такой группе мутовок зачатки цветков с неустановленным полом составили у растений с простым соцветием 55.7 %, со сложным — 100; в популяции р. Днепр — 87.5 и 61.5 % соответственно. В целом по всем изученным популяциям большинство отмерших зачатков наблюдалось в мутовках со сдвигом пола в мужскую сторону (58.9 % в простых соцветиях, 72.9 — в сложных). Таким образом, если считать, что потенциальный пол зачатков, отмерших в мутовках со сдвигом пола в мужскую сторону, женский, то в большинстве случаев в «смешанных» мутовках (содержащих отмершие зачатки и нормальные цветки) отмирают зачатки пестичных цветков.

Третья снизу мутовка в простом соцветии и центральной кисти сложного

ТАБЛИЦА 6

Характеристика сложных соцветий стрелолиста обыкновенного, имеющих отмершие зачатки цветков (процент от общего числа растений, имеющих сложные соцветия с отмершими зачатками цветков)

	Популяции рек			В среднем в популяции
	Сейм	Десна	Днепр	
Растения				
а) имеющие отмершие зачатки цветков только в мутовках				
первой	31.6	—	42.4	30.2
второй	34.2	41.5	37.6	36.8
третьей	—	39.0	—	3.6
б) имеющие отмершие зачатки цветков одновременно в мутовках				
первой-второй	26.3	19.5	20.0	23.7
первой-второй-третьей	5.3	—	—	3.8
второй-третьей	2.6	—	—	1.9
Растения, имеющие соцветия, в которых пол отмерших цветков				
а) установлен,	18.4	—	20.0	17.0
из них тычиночных цветков	10.5	—	20.0	11.3
пестичных цветков	7.9	—	—	5.7
б) не установлен	81.6	100.0	80.0	83.0
Растения, имеющие в соцветиях мутовки				
а) с полностью отмершими зачатками цветков	50.0	20.5	9.7	39.6
б) с отмершими и нормальными цветками в одной мутовке	42.1	79.5	79.8	52.9
в) смешанные мутовки (а+б)	7.9	—	10.5	7.5

соцветия значительно реже, чем нижние две мутовки, имеет отклонение от типичного строения (три тычиночных цветка). Так, из 11 популяций рек Волжско-Окского бассейна изменения в третьей мутовке простых соцветий отмечено лишь в четырех, что составляет в среднем 3.4 % растений на одну такую популяцию, в то время как в популяции р. Сейм — 6.1 % растений, р. Десны — 5.6, р. Днепр — 2.7. В реках Волжско-Окского бассейна во всех популяциях (за исключением одной) у растений со сложным соцветием третья мутовка состояла только из трех тычиночных цветков. В популяциях рек Днепровского бассейна имеют место модификации третьей мутовки в сложных соцветиях: популяция р. Сейм — 8.6 %, р. Десны — 7.7, р. Днепр — 4.5 % от всех растений со сложными соцветиями.

Большинство растений со сложными соцветиями имеет одну боковую кисть; они составляют в популяции р. Сейм 95.9 %, р. Десны — 92.4, р. Днепр — 98.0. В реках Волжско-Окского бассейна только в популяциях трех рек растения имели по две и более боковых кисти (в среднем 15.5 % в каждой популяции). Боковая кисть у всех растений популяций р. Десны представлена трехчленными мутовками, состоящими из тычиночных цветков, тогда как у 19.5 % растений со сложным соцветием популяции р. Сейм и 8.0 % — р. Днепр в боковой кисти формируются пестичные цветки или число цветков в мутовках отклоняется от 3.

В табл. 8 дана характеристика двух первых мутовок центральной кисти по числу находящихся в них пестичных цветков. Согласно ботаническим описаниям, растения стрелолиста обыкновенного содержат в первой мутовке 3 пестичных цветка, а во второй — 3 пестичных или 3 тычиночных (Маевский, 1964; Федоров, Артюшенко, 1979; Цвелев, 1979, и др.). У растений популяций рек Днепровского бассейна только 39 % особей формируют в первой мутовке 3 пестичных цветка. Если у растений с простым соцветием доля таких особей равна 76.7 % (в популяции р. Сейм — 79.4, р. Десны — 79.8, р. Днепр — 59.2 %), то у растений со сложным соцветием она составляет только 10 %, при этом в популяции р. Днепр не найдено ни одного растения с типичной первой

ТАБЛИЦА 7

Характеристика мутовок, имеющих одновременно отмершие зачатки и нормальные цветки (процент от общего числа мутовок, имеющих одновременно отмершие зачатки и нормальные цветки)

Пол отмершего зачатка	Простые соцветия			Сложные соцветия			
	нормальные цветки в мутовке						
	пестичные	тычиночные	пестичные и тычиночные	пестичные	тычиночные	пестичные и тычиночные	боковая кисть
Популяция р. Сейм							
Не установлен	33.3	23.8	4.8	24.0	47.8	12.5	4.0
Мужской	4.7	14.4	—	—	—	—	—
Женский	14.1	4.9	—	—	—	—	11.7
Популяция р. Десны							
Не установлен	44.3	35.7	20.0	—	34.6	30.0	35.4
Популяция р. Днепр							
Не установлен	12.5	62.0	25.5	23.1	38.8	22.7	—
Мужской	—	—	—	15.4	—	—	—
В среднем в популяциях рек Днепровского бассейна							
Не установлен	29.4	35.6	11.8	22.0	43.6	17.1	4.9
Мужской	2.9	8.5	—	5.1	—	—	—
Женский	8.8	3.0	—	—	—	—	7.3

мутовкой. В реках Волжско-Окского бассейна число растений с типичной первой мутовкой выше (67.3 % — среднее по всем популяциям всех растений: 78.7 % — среди растений с простым соцветием и 21.7 % — среди растений со сложным соцветием). Некоторая часть растений Днепровского бассейна (6.5 %) вовсе не имеет в первой мутовке пестичных цветков (в популяциях рек Волжско-Окского бассейна аналогичных растений нет). Только в популяции р. Сейм небольшая часть растений с простым и сложным соцветием (0.5 и 2.9 % соответственно) имела в первой мутовке больше трех пестичных цветков. Во второй мутовке большинство растений (44.9 %) содержит 2 пестичных цветка (у особей с простым соцветием — 22.9 %, со сложным — 61.4). Во второй мутовке 77.7 % растений всех популяций формируют пестичные цветки. Среди растений с простым соцветием процент таких особей составляет 63.9, со сложным — 88.1. Это значительно выше аналогичных показателей популяций рек Волжско-Окского бассейна (соответственно 35.9, 29.5 и 62.0 %).

Интересно отметить, что в популяциях обоих бассейнов вероятность присутствия пестичных цветков во второй мутовке значительно выше в сложных соцветиях, чем в простых. Это можно объяснить как результат действия компенсационного механизма, учитывая, что из первой мутовки этих соцветий отходит боковая кисть, состоящая в подавляющем большинстве из одних тычиночных цветков.

На основании данных табл. 8 было вычислено среднее число пестичных цветков в двух нижних мутовках, приходящихся на одно растение с простым и сложным соцветием (в графе «> 3» число пестичных цветков в большинстве случаев было равно 4). Подсчитано, что у растений с простым соцветием в нижних двух мутовках содержится в среднем 3.6 пестичных цветка, из них в первой мутовке — 2.5 и во второй — 1.1. У растений со сложным соцветием этих цветков больше (3.8) за счет второй мутовки (первая — 2.0, вторая — 1.8). Таким образом, в первой мутовке пестичных цветков содержится больше у растений с простым соцветием, а во второй мутовке — со сложным. В популяциях рек Волжско-Окского бассейна соотношение между первой и второй мутовками по этому показателю аналогичное: простое соцветие в первой мутовке формировало пестичных цветков 2.7, сложное — 2.3; во второй мутовке — 0.5 и 1.5 соот-

ТАБЛИЦА 8

Характеристика двух первых мутовок центральной кисти соцветий стрелолиста обыкновенного по числу пестичных цветков (процент растений, содержащих определенное число пестичных цветков в мутовках)

Местообитание популяции по рекам	Число пестичных цветков							
	в первой мутовке					во второй мутовке		
	0	1	2	3	>3	1	2	3
Простое соцветие								
Сейм	8.9	4.7	6.5	79.4	0.5	29.0	17.8	14.5
Десна	15.0	—	5.2	79.8	—	—	65.3	5.0
Днепр	8.1	8.4	24.3	59.2	—	29.7	28.4	16.2
Среднее	9.2	4.8	8.9	76.7	0.4	27.0	22.9	14.0
Сложное соцветие								
Сейм	6.5	6.5	70.8	13.3	2.9	6.6	80.0	13.0
Десна	7.7	7.9	53.6	30.8	—	30.7	15.4	46.1
Днепр	2.0	5.9	92.1	—	—	24.5	43.1	12.7
Среднее	4.7	6.4	77.0	10.0	1.9	12.5	61.4	14.2
Среднее по всем популяциям . .	6.5	5.7	47.5	39.0	1.3	18.7	44.9	14.1

ветственно. В целом растения популяций обоих бассейнов имели в двух нижних мутовках сложных соцветий одинаковое число пестичных цветков (3.8), в то время как в простых соцветиях у растений популяций Волжско-Окского бассейна было 3.2 пестичных цветка, что меньше, чем у растений популяций рек Днепровского бассейна (3.6). Учитывая, что пестичные цветки у подавляющего большинства растений стрелолиста обыкновенного формируются только в двух нижних мутовках соцветия и при ухудшении условий произрастания этого вида происходит сдвиг в половой дифференциации в женскую сторону, можно считать, что экологические условия для роста и развития стрелолиста обыкновенного с простыми соцветиями более благоприятны в реках Волжско-Окского бассейна.

Тычиночные цветки (табл. 9) встречаются в первой мутовке значительно реже, чем во второй (36.2 и 69.1 % соответственно). В первой мутовке простых соцветий этот показатель равен 12.8 % (у растений популяций р. Десны не найдено ни одного растения с тычиночными цветками в первой мутовке), сложных — 53.9 %. Во второй мутовке простых соцветий тычиночные цветки формируются чаще, чем в таковой сложных (81.2 и 59.9 % соответственно). В популяциях рек Волжско-Окского бассейна тычиночные цветки в первой мутовке встречаются реже (28.3 %), а во второй — значительно чаще (89.9 %), чем в популяциях рек Днепровского бассейна. Если в реках первого бассейна в сложных соцветиях вероятность образования тычиночных цветков в первой мутовке выше (70.5 %), чем во второй (66.5 %), то в реках второго эта зависимость обратная (53.9 и 59.9 % соответственно). Интересно отметить, что в двух из трех популяций Днепровского бассейна некоторая часть растений с простыми соцветиями (1.8 %) формировала в первой мутовке 3 тычиночных цветка, в то время как в популяциях рек Волжско-Окского бассейна такие особи не обнаружены.

На основании данных табл. 9 установлено, что среднее число тычиночных цветков, приходящееся на 2 нижние мутовки у растений Днепровского бассейна, у особей с простым соцветием равно 0.9 (в первой мутовке — 0.2, во второй — 0.7), со сложным — 2.6 (в первой мутовке — 1.6, во второй — 1.0). В реках Волжско-Окского бассейна аналогичные показатели были следующие: простое соцветие в двух нижних мутовках содержало в среднем 2.9 тычиночных цветка (первая мутовка — 0.3, вторая — 2.6), сложное соцветие — 2.5 (первая

ТАБЛИЦА 9

Характеристика двух первых мутовок
центральной кисти соцветий стрелолиста обыкновенного
по числу тычиночных цветков
(процент растений, содержащих определенное число тычиночных цветков в мутовках)

Местообитание популяции в реках	Число тычиночных цветков					
	в первой мутовке			во второй мутовке		
	1	2	3	1	2	3
Простое соцветие						
Сейм	6.1	1.8	1.4	22.9	28.0	29.9
Десна	—	—	—	72.3	10.0	5.1
Днепр	21.6	13.5	5.4	32.4	29.7	18.9
Среднее	7.7	3.3	1.8	27.7	26.9	26.6
Сложное соцветие						
Сейм	29.0	19.6	0.8	24.5	19.6	6.1
Десна	46.2	30.8	—	30.7	15.4	—
Днепр	47.1	14.7	—	43.2	25.5	16.7
Среднее	34.7	18.6	0.6	30.0	21.1	8.8
Среднее по всем популяциям . . .	23.1	12.0	1.1	29.0	23.6	16.5

мутовка — 1.0, вторая — 1.5). Таким образом, популяции двух бассейнов различаются между собой тем, что у растений Днепровского бассейна содержится значительно больше тычиночных цветков в двух нижних мутовках сложных соцветий, чем простых, а у особей Волжско-Окского бассейна наоборот. Кроме того, растения первого бассейна содержат в сложных соцветиях больше тычиночных цветков в первой мутовке, чем во второй, а у растений второго бассейна наоборот.

Степень половой дифференциации у раздельнополых однодомных растений вычисляется по соотношению тычиночных и пестичных цветков. Было проведено сравнение по этому показателю растений из двух бассейнов. В популяциях Днепровского бассейна степень половой дифференциации двух нижних мутовок простых соцветий равна 0.25 (в первой мутовке — 0.08, во второй — 0.64), сложных — 0.68 (в первой мутовке — 0.8, во второй — 0.55). Таким образом, вывод о направленности сексуализации, сделанный на основании анализа числа тычиночных и пестичных цветков в двух нижних мутовках простых и сложных соцветий, подтверждается и этим показателем. В популяциях Волжско-Окского бассейна растения с простыми соцветиями имели соотношение тычиночных и пестичных цветков 0.91 (первая мутовка — 0.11, вторая — 5.2), со сложным — 0.66 (первая мутовка — 0.43, вторая — 1.0). Растения с простыми соцветиями в популяциях рек этого бассейна имели сдвиг сексуализации в нижней части кисти в мужскую сторону по сравнению с растениями Днепровского бассейна (соотношение полов у растений со сложным соцветием было примерно равное). Этот показатель подтверждает высказанное предположение о более «жестких» экологических условиях для обитания стрелолиста обыкновенного в регионе Днепровского бассейна.

В литературе имеются сведения о половой структуре соцветий некоторых видов стрелолиста. По мнению W. Charlton (1973), исходным соцветием у стрелолиста была сложная мутовчатая кисть. В процессе эволюции произошло подавление развития боковых кистей, но в популяциях некоторых видов (*Sagittaria lancifolia*, *S. graminea*, *S. papillosa*, *S. sagittifolia*) из нижней мутовки отходит одна, значительно реже — две-три боковые кисти, состоящие из тычиночных цветков (Charlton, 1973; Lieu, 1979; Wooten, Brown, 1983). Только у *S. brevirostra* в нижних мутовках боковых кистей находится несколько пестичных цветков (Kaul, 1979). Важно подчеркнуть, что сложные соцветия появились у растений, которые формировали два-три соцветия за сезон, при этом первые соцветия на растениях в подавляющем большинстве случаев были простыми. Мы провели специальные наблюдения, которые показали, что в изученных регионах рек как Днепровского, так и Волжско-Окского бассейнов растения формируют только одно соцветие. Это связано с относительно коротким сроком цветения стрелолиста в изученных популяциях. В то же время в опытах J. Wooten и S. Brown (1983) время цветения *S. papillosa* в штате Миссисипи — 4 месяца, в то время как в исследованных нами регионах этот период не превышал одного месяца. Боковая кисть у стрелолиста чаще всего отходит от нижней мутовки с двумя пестичными цветками (Kaul, 1979). При скрещивании растений *S. papillosa* с простым и сложным соцветием все гибриды первого и второго поколений формировали простые соцветия (Wooten, Brown, 1983).

В большинстве случаев все виды стрелолиста формируют однополые цветки, хотя обоеполые появляются в нижних мутовках спорадически у некоторых видов этого рода (Цвелев, 1982). Рудименты противоположного пола отмечены в однополых цветках многих видов стрелолиста, в частности у *S. latifolia*, *S. sagittifolia*, *S. cuneata*, *S. lappula* (Kaul, 1967; Charlton, 1973; Singh, Sattler, 1973, 1977; Цвелев, 1982). В некоторых популяциях *S. latifolia* отмечены особи, содержащие в соцветиях обоеполые и пестичные цветки или в нижних мутовках пестичные цветки, в средних — обоеполые, в верхних — тычиночные (Mason, 1952, цит. по: Wooten, Brown, 1983).

Таким образом, на основании приведенных сведений о половом полиморфизме популяций стрелолиста обыкновенного некоторых рек Днепровского бассейна по сравнению с аналогичными исследованиями популяций рек Волжско-Окского бассейна (Сидорский и др., 1984) можно сделать следующие заключения.

В популяциях рек Сейм, Десна и Днепр впервые описаны растения, формирующие однополые (мужские) соцветия. Их появление — это, вероятно, одна из предпосылок возможного эволюционного совершенствования половой организации этого вида на пути перехода от однодомного раздельнополого состояния к двудомному в случае генотипического закрепления этой модификации. В популяциях рек Днепровского бассейна преобладают растения со сложной мутовчатой кистью, Волжско-Окского — с простым мутовчатым соцветием. В популяциях рек обоих бассейнов наблюдается большой полиморфизм растений по половой структуре соцветий, но число модификаций первой и второй мутовок значительно выше у растений Днепровского бассейна, чем Волжско-Окского. Хотя большинство модификаций соцветий идет за счет изменения числа и пола цветков в двух нижних мутовках, у некоторых особей отмечены отклонения от типичного (три тычиночных цветка) строения третьей мутовки, при этом они встречаются значительно чаще у растений популяций рек Днепровского бассейна, чем Волжско-Окского. В популяциях рек первого бассейна отсутствуют растения с обоеполыми цветками в соцветиях, но отмечены многочисленные случаи отмирания зачатков цветков, в то время как в популяциях рек Волжско-Окского бассейна растения иногда формируют соцветия с обоеполыми цветками и среди большого числа проанализированных особей не найдено ни одного соцветия с отмершими зачатками цветков. Самые распространенные половые формы простых соцветий растений Днепровского бассейна не соответствовали половой структуре соцветий, описанных в ботанической литературе, в то время как в популяциях Волжско-Окского бассейна типичные половые формы соцветий были представлены у большинства растений. Соотношение тычиночных и пестичных цветков в двух нижних мутовках простого соцветия сдвинуто в женскую сторону по сравнению с аналогичными мутовками сложного соцветия у растений Днепровского бассейна и в мужскую — Волжско-Окского.

Степень половой дифференциации двух нижних мутовок простого соцветия у растений Днепровского бассейна сдвинута в женскую сторону по сравнению с растениями Волжско-Окского бассейна.

Анализируя совокупность всех особенностей половой структуры простых и сложных соцветий (половой полиморфизм, характеристика нижних мутовок по частоте встречаемости в них разнополых цветков, степень половой дифференциации первой и второй мутовок, частота встречаемости растений и размеры популяций), можно сделать заключение, что в целом в исследованных регионах рек Днепровского бассейна условия для произрастания этого вида растений менее благоприятны, чем в реках Волжско-Окского бассейна.

Представленные в данной работе результаты исследований с учетом ранее опубликованных (Сидорский, Деев, 1981; Сидорский и др., 1984) дают основание рекомендовать следующую характеристику соцветия стрелолиста обыкновенного при флористическом описании изученных нами регионов.

Соцветие — простая или сложная мутовчатая кисть с одной или несколькими боковыми мутовчатыми кистями, отходящими из нижней мутовки центральной кисти. В большинстве случаев мутовки трехчленные (трехцветочные) с преобладанием пестичных цветков в двух нижних мутовках и тычиночными цветками — в остальных. Вид полиморфен по половой характеристике структуры соцветий за счет модификаций двух нижних мутовок центральной кисти по числу и полу находящихся в них цветков. Мутовки боковой кисти в большинстве случаев трехчленные, состоящие из тычиночных цветков.

ЛИТЕРАТУРА

Деев С. В. Стрелолист. — Химия и жизнь, 1984, № 6, с. 36—37. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. Л.: Колос, 1964. 881 с. — *Сидорский А. Г., Деев С. В.* Изменение направленности половой дифференциации стрелолиста обыкновенного, ежеголовников прямого и всплывшего от верховья до устья реки Сережи. — Экология, 1981, № 6, с. 88—90. — *Сидорский А. Г., Деев С. В., Родинов В. Н. и др.* Половая структура соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек Волжско-Окского бассейна. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 9, с. 1173—1183. — *Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Alismataceae* — Частуховые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 156—167. — *Цвелев Н. Н.* Семейство частуховые. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 12—17. — *Charlton W. A.* Studies in the *Alismataceae*. II. Inflorescence of *Alismataceae*. — Canad. J. Bot., 1973, vol. 51, p. 775—789. — *Kaul R. B.* Development and vasculature of the flowers of *Lophotocarpus calycinus* and *Sagittaria latifolia* (*Alismataceae*). — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, p. 914—920. — *Kaul R. B.* Inflorescence architecture and flower sex ration in *Sagittaria brevirostra* (*Alismataceae*). — Amer. J. Bot., 1979, vol. 66, p. 1062—1066. — *Lieu S. M.* Growth forms in the *Alismatales*. II. Two rhizomatous species: *Sagittaria lancifolia* and *Butomus umbellatus*. — Canad. J. Bot., 1979, vol. 57, p. 2357—2373. — *Singh V., Sattler R.* Nonspiral androecium and gynoecium of *Sagittaria latifolia*. — Canad. J. Bot., 1973, vol. 51, p. 1093—1095. — *Singh V., Sattler R.* Development of inflorescence and flower of *Sagittaria cuneata*. — Canad. J. Bot., 1977, vol. 55, p. 1087—1105. — *Wooten J. W., Brown S. A.* Observation of inflorescence patterns and flower sex in population of *Sagittaria papillosa* Buch. (*Alismataceae*). — Aquat. Bot., 1983, vol. 15, p. 409—418.

Арзамасский государственный
педагогический институт.

Получено 26 XII 1984.

УДК 631.415 : 581.55 : (571.651)

Бот. журн., т. 71, № 8

В. Ю. Разживин

ВЛИЯНИЕ РЕАКЦИИ ПОЧВЫ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ В НИВАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

V. Ju. RAZZHIVIN THE EFFECT OF SOIL REACTION UPON THE PLANT DISTRIBUTION ON SNOWBED PLANT COMMUNITIES OF THE SOUTH-EASTERNMOST CHUKOTSK PENINSULA

На основе 84 геоботанических описаний, выполненных в окрестностях пос. Янракыннот преимущественно на известняках, а также на более редких некарбонатных песчаниках и сланцах, рассчитана сила влияния pH органогенного горизонта почвы для 85 видов, входящих в состав нивальных сообществ, с встречаемостью выше 10 %. На основе этого показателя и кривой распределения встречаемости видов по градиенту pH проведено подразделение растений на экологические группы. Обсуждаются соотношение экологических групп видов в раз-

личных вариантах нивальных сообществ, поведение видов в карбонатных и некарбонатных ландшафтах, взаимосвязь таких факторов, как pH и содержание кальция в почве, и роль этих факторов в дифференциации нивальной растительности.

В программе комплексных ботанических работ, проводимых на Чукотке сотрудниками лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, значительное место занимают экологические и почвенно-геоботанические полустационарные исследования. Один из районов таких исследований — окрестности пос. Янракыннот (северное побережье пролива Сенявина в районе устья р. Марич на юго-востоке Чукотского п-ова), где в течение трех полевых сезонов (1976—1978 гг.) проводились комплексные работы по изучению влияния ведущих факторов среды на распределение растительности. Общая климатическая, ландшафтно-геоморфологическая и геоботаническая характеристика этого района была приведена нами ранее (Баландин, Разживин, 1980). Отметим только, что район исследований соответствует основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973, 1974) со значительным участием в растительном покрове разнотравно-ивковых (*Salix polaris*) моховых хионофитных сообществ и гемихионофитных лугов и луговин, а также низких ивняков. Приустьевая часть правого берега р. Марич представляет собой высокую денудационно-аккумулятивную равнину с небольшими останцовыми грядами с многочисленными скальными выходами; здесь характерны широкие эрозионно-аккумулятивные террасы и обширные депрессии. Равнина окаймлена низкогорьем со сглаженными формами вершин и гребней. Здесь резко преобладают выходы верхнедевонских и нижнекарбоновых известняков, встречаются также известковистые (вскипающие от 10 %-ной HCl) и более редкие некарбонатные песчаники и сланцы (Гнибиденко, 1969). Левый берег р. Марич близ устья представляет собой гранитный массив.

Для всех основных вариантов растительности составляли геоботанические описания со взятием образцов почвы для определения pH и выборочного определения степени ненасыщенности поглощающего комплекса и поглощенных Ca^{2+} и Mg^{2+}, причем число описаний примерно соответствует роли того или иного варианта сообществ в ландшафте. Кривая распределения описаний преобладающих в растительном покрове сообществ по градиенту pH[1] (рис. 1, *4*) отражает соотношение карбонатных, кислых и околонейтральных экотопов в ландшафте. По реакции почвы косвенно можно судить о содержании кальция в почвенном растворе и поглощающем комплексе.

Растительность карбонатных и некарбонатных элементарных геохимических ландшафтов Чукотки резко различна как по флористическому составу сообществ, так и по ценотической роли доминантов и эколого-ценотической амплитуде, и по положению оптимума многих видов на экотопах, различающихся только почвообразующей породой (Юрцев, Петровский, 1971; Юрцев, 1974, 1977). Ионы кальция в почвенном растворе и поглощающем комплексе, как показали многочисленные исследования, не только являются непосредственно действующим фактором, но и обусловливают формирование благоприятных физико-химических и биологических особенностей почвы (Ellenberg, 1958; Юрцев, 1977).

Основой для изучения распределения растений в нивальных сообществах по градиенту pH послужили 84 геоботанических описания, составленные С. А. Баландиным, А. К. Сытиным и Б. А. Юрцевым[2] и автором в 1976—1977 гг. Описания ранжированы по интервалам в 0.5 pH органогенного горизонта (см. таблицу).

Для всех видов с встречаемостью в выборке более 10 % проведен расчет силы влияния фактора η^2 для эмпирического распределения (Плохинский, 1970). Для ряда видов с недостоверными значениями η^2 при расчете по семи градациям фактора проведен расчет по трем градациям фактора с интервалами pH 4.5—5.9, 6.0—6.9, 7.0—8.0; в этих случаях достоверные значения η^2 приведены в таблице в круглых скобках. Построение кривых встречаемости видов по интервалам pH

---

[1] При построении вариационных кривых учитывали pH органогенного горизонта. В гумидных условиях верхние горизонты, как правило, беднее основаниями, чем нижние (Ellenberg, 1958); наши данные в основном подтверждают эту закономерность.

[2] Автор выражает своим коллегам искреннюю признательность за предоставленные геоботанические описания.

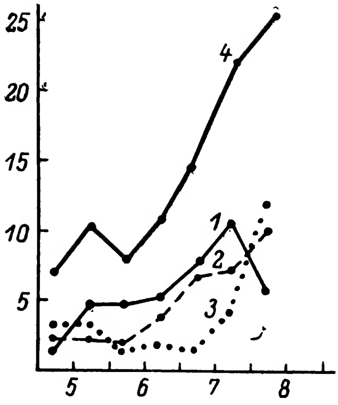


Рис. 1. Распределение сообществ по градиенту pH в окрестностях пос. Янракыннот.

1 — сообщества мега- и макрохионных экотопов преимущественно иллювиально-аккумулятивных и транзитно-аккумулятивных элементарных геохимических ландшафтов; *2* — сообщества преимущественно мезохионных экотопов транзитных и транзитно-аккумулятивных элементарных геохимических ландшафтов; *3* — сообщества олиго- и ахионных экотопов элювиальных, трансэлювиальных и транзитных элементарных геохимических ландшафтов; *4* — сообщества трех вышеперечисленных групп в целом. *По оси абсцисс* — шкала pH, *по оси ординат* — процент от общего числа описаний.

проводили с введением поправки на разную представленность интервалов pH в выборке, так как при отсутствии этой поправки классы с высокой представленностью в выборке могут «затягивать» среднее, отклоняя его от экологической моды (Миркин, 1974),

$$f' = \frac{nfi}{\Sigma fi},$$

где f' — частота встречи вида с поправкой; f — частота встречи вида в классе градиента pH без поправки; i — поправка на вероятность класса, определяемая как отношение частоты класса с максимальной представленностью в выборке к частоте класса, для которого рассчитывается поправка; n — общее число встреч вида. Во многих случаях эмпирическая мода не совпадает с теоретической. Примеры характера распределения встречаемости видов по градиенту pH с учетом поправки приведены на рис. 2. Такой способ отражения распределения встречаемости вида по градиенту фактора представляется предпочтительнее, так как при этом сохраняется асимметричность, а нередко и двувершинность (см. ниже) распределения по градиенту среды, столь характерные для природных популяций (синэкологическое распределение). Колоколообразная теоретическая кривая, основанная на расчете средневзвешенной напряженности фактора и стандартного квадратического отклонения (Баландин, 1982), в природе скорее исключение и, вероятно, менее пригодна для оценки положения синэкологического оптимума и широты синэкологической амплитуды вида по данному фактору. Нормальное распределение характерно для аутэкологической характеристики вида и обычно не отражает ситуации, наблюдаемой в природе.

Принятое нами подразделение на экологические группы видов по характеру реагирования на pH почвы в более формализованном виде основано на схеме, предложенной H. Ellenberg (1958). При этом учитывается как интервал значений pH, так и pH-оптимум. Последний определяется на основании кривых распределения встречаемости видов по градиенту pH с учетом поправки (см. рис. 2). Важно учитывать значительную индивидуальность характера реагирования разных видов на pH почвы, что находит отражение в различной форме кривых и разной амплитуде pH изученных видов (см. рис. 2 и таблицу), поэтому предложенная классификация в известной степени условна.

Ацидофиты. Iа. Стеноацидофиты практически не встречаются в карбонатных ландшафтах. Ввиду малой представленности в выборе описаний с низкими значениями pH нам трудно судить о минимальных значениях pH для растений этой группы. С большей уверенностью можно говорить о верхней границе pH, составляющей 6.7—6.8 (не выше 7.0). Судить о pH-оптимуме стеноацидофитов по нашей выборке трудно. Для всех видов характерны достоверные (часто высокие) значения η^2; последние здесь обнаруживают заметную связь со встречаемостью. *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Diapensia obovata* и *Empetrum subholarcticum* на силикатных породах ведут себя как эвритопные виды. Среди нивальных видов отметим гемихионофиты, характерные для хорошо дренированных макрохионных (отчасти мезохионных) экотопов — *Carex nesophila*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*, *Rhododendron camtschaticum* subsp. *glandulosum*, а также *Potentilla hyparctica*, *Luzula unalaschkensis*, *Gentiana*

Распределение встречаемости видов по интервалам pH в нивальных сообществах

Вид	Интервалы pH							Лимиты pH		Число встреч вида	η^2
	4.5—4.9	5.0—5.4	5.5—5.9	6.0—6.4	6.5—6.9	7.0—7.4	7.5—8.1	мин.	макс.		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Ia. Стеноацидофиты											
Vaccinium vitis-idaea var. *minus*	3/7	5/4	5/3	2/1	1/1	—	—	4.6	6.7	16	0.423
Carex nesophila	2/5	4/3	3/2	2/2	2/1	—	—	4.9	6.7	13	0.227
Gentiana glauca	1/3	4/3	3/3	2/1	—	—	—	4.9	6.4	10	0.227
Loiseleuria procumbens	2/4	1/1	1/1	1/0	2/1	—	—	4.6	6.8	7	0.203
Diapensia obovata	1/3	—	3/2	1/1	1/0	—	—	4.6	6.8	6	0.179
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*	—	2/2	5/5	1/1	—	—	—	5.1	6.1	8	0.306
Potentilla hyparctica	1/3	3/3	3/3	3/2	2/1	—	—	4.9	6.6	12	0.146
Empetrum subholarcticum	2/5	1/1	6/5	1/1	3/1	—	—	4.6	6.8	13	0.336
Phyllodoce caerulea	1/3	2/2	—	2/1	—	2/1	—	4.9	7.0	7	0.109
Rhododendron camtschaticum	1/3	2/1	2/1	—	1/1	—	—	4.6	6.7	6	0.143
Viola epipsiloides	—	3/3	1/1	1/1	1/1	—	—	4.9	6.8	6	0.143
Luzula unalaschkensis	—	2/2	3/3	1/1	—	—	—	5.1	6.4	6	0.179
Iб. Гемиацидофиты											
Festuca altaica	1/4	6/7	7/8	6/6	9/6	3/1	1/1	4.9	7.5	33	0.235
Saxifraga nelsoniana	2/7	6/6	8/8	4/4	2/1	8/4	2/2	4.9	7.6	32	0.207
Artemisia arctica s. l.	1/4	9/11	9/11	7/8	10/7	10/5	3/3	4.9	7.5	49	0.191
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum*	2/6	2/3	5/4	2/2	5/3	4/2	—	4.9	7.2	20	0.229
Salix chamissonis	1/3	4/4	6/6	3/3	2/1	1/0	—	4.9	7.1	17	0.235
Rhodiola atropurpurea	1/4	4/4	4/4	2/2	3/2	3/1	—	4.9	7.3	17	(0.096)
IIa. Гемибазифиты											
Salix reticulata	2/8	6/7	8/9	8/8	15/12	10/5	3/3	4.9	7.6	52	0.212
Carex scirpoidea	—	2/3	1/2	5/7	11/10	11/7	4/5	5.2	7.6	34	0.168
Thalictrum alpinum	—	4/6	6/5	6/5	11/12	7/5	2/3	5.0	7.6	36	0.167
Equisetum variegatum	—	1/2	—	2/3	7/7	3/2	—	5.1	7.6	14	0.145
Dryas integrifolia var. *integrifolia*	—	1/2	4/6	5/6	7/6	11/7	3/4	5.4	7.6	31	0.120
Hedysarum hedysaroides	1/4	4/5	6/7	6/7	11/8	6/3	2/2	4.9	7.5	36	(0.121)
Lloydia serotina	—	1/2	—	1/1	3/3	6/4	6/7	5.3	7.6	17	0.147
Erigeron humilis	—	—	—	3/3	2/3	11/8	4/6	6.0	7.8	20	0.204
Cardamine digitata	—	—	2/3	4/5	8/7	2/1	—	5.7	7.2	16	0.238
Parnassia palustris	—	—	—	2/3	6/5	1/1	—	6.3	7.0	9	0.213
Astragalus umbellatus	—	—	—	1/2	5/5	3/2	—	6.1	7.1	9	(0.075)
Equisetum arvense subsp. *boreale*	—	3/4	2/2	6/6	6/5	5/5	1/1	5.1	7.5	23	(0.072)
IIб. Стенобазифиты											
Saxifraga oppositifolia	—	—	—	1/1	2/2	7/5	6/8	6.4	7.7	16	0.200
Dendranthema integrifolium	—	—	—	1/1	2/2	9/7	4/6	6.4	7.7	16	0.185
Puccinellia wrightii	—	—	—	—	2/2	3/2	4/5	6.8	7.7	9	0.125
Salix rotundifolia	—	—	—	2/3	5/5	6/4	4/5	6.1	7.6	17	(0.095)
Dryas integrifolia var. *canescens*	—	—	—	1/2	3/3	5/4	1/1	6.1	7.5	10	(0.080)
IIIa. Амфитолерантные виды											
Parnassia kotzebuei	—	5/6	2/2	4/4	2/2	3/2	2/2	5.1	7.8	18	0.106^+
Saussurea angustifolia	1/3	2/2	5/5	3/3	3/2	2/1	1/1	4.9	7.5	17	0.110^+
Dodecatheon frigidum	1/4	7/8	8/9	7/8	6/4	9/5	4/4	4.9	7.6	42	0.114^+
Cassiope tetragona	2/6	2/3	4/4	4/4	6/4	3/1	2/1	4.6	7.6	23	0.083^+
Polemonium acutiflorum	—	5/6	4/5	4/4	3/3	5/3	3/3	5.0	7.7	24	0.070^+
Nardosmia frigida	—	3/4	—	4/4	3/3	2/1	—	5.0	7.3	12	0.058^+
Carex tripartita	—	2/3	6/8	1/1	2/2	7/4	2/2	5.1	7.8	20	0.138^+
Cardamine hyperborea	—	2/2	4/5	1/2	3/3	6/4	2/2	5.0	7.5	18	—
Pedicularis capitata	1/4	3/4	5/6	7/8	9/7	9/5	4/4	4.9	7.6	38	0.053^+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Trisetum spicatum	1/4	4/5	6/8	8/9	10/8	12/7	5/5	4.9	7.7	46	—
Valeriana capitata	—	2/2	2/3	4/4	3/2	1/1	1/1	5.2	7.6	13	0.091^{+}
Anemone richardsonii	—	3/4	3/4	3/4	5/4	4/2	—	5.3	7.4	18	—
Saxifraga hieracifolia	—	2/2	3/4	3/3	1/1	1/0	—	5.2	7.3	10	0.114^{+}
Gentiana propinqua	1/4	4/4	3/3	2/2	5/3	2/1	1/1	4.9	7.6	18	0.085^{+}
Solidago compacta	1/4	2/3	4/4	3/3	7/5	4/2	—	4.9	7.5	21	0.108^{+}
Draba juvenilis	1/4	1/1	—	3/3	2/1	4/2	4/4	4.9	7.6	15	0.065^{+}
D. chamissonis	1/3	1/1	2/2	2/2	1/1	3/1	1/1	4.9	7.5	11	—
Pentaphylloides fruticosa	1/3	1/1	2/2	1/1	3/2	1/0	—	4.9	7.0	9	—
Arctagrostis arundinacea	—	4/5	3/4	4/4	2/2	6/4	—	5.0	7.3	19	0.108^{+}
A. latifolia	—	2/3	2/3	2/3	3/3	4/3	3/3	5.1	7.7	16	—
Poa paucispicula	—	2/3	1/2	2/2	1/1	5/3	5/5	5.1	7.7	16	0.092^{+}
Saxifraga hirculus	—	2/2	2/3	3/3	—	3/2	2/2	5.0	7.6	12	0.058^{+}
Wilhelmsia physodes	—	3/4	2/3	3/4	3/2	6/4	4/4	5.1	7.8	21	0.025^{+}
Polygonum viviparum	—	7/9	8/11	9/11	10/9	15/9	5/6	5.1	7.8	55	0.068^{+}
Rumex arcticus	—	1/1	1/1	1/1	3/3	1/1	2/2	5.2	7.8	9	—
Tofieldia coccinea	1/3	—	—	—	4/3	3/2	2/2	4.9	7.6	10	—
Carex misandra	—	—	—	1/1	3/3	5/4	2/3	6.4	7.6	11	0.073^{+}
Minuartia arctica	—	—	1/2	2/3	5/5	8/5	4/5	5.7	7.7	20	0.099^{+}
Chamerion latifolium	—	3/4	4/5	4/4	5/4	3/2	—	5.1	7.3	19	0.116^{+}
Ranunculus pygmaeus	—	1/2	—	—	1/1	5/3	3/4	5.3	7.7	10	0.110^{+}
Salix polaris	—	5/7	7/9	7/9	10/8	13/8	7/8	5.1	8.1	49	—
Taraxacum alaskanum	—	1/1	1/1	2/3	1/1	4/3	2/2	5.3	8.1	11	0.031^{+}
Artemisia tilesii	—	3/4	3/4	5/6	4/4	12/8	6/7	5.1	8.1	33	0.080^{+}
Pedicularis oederi	—	—	2/3	1/2	3/3	6/4	2/2	5.8	7.6	14	—
Eriophorum triste	—	1/1	1/1	1/1	3/3	2/2	1/1	5.2	7.5	9	—
Parrya nudicaulis subsp. *septentrionalis*	—	1/2	2/3	3/4	5/5	8/5	2/2	5.3	8.1	21	0.057^{+}
Arctous erythrocarpa	—	—	—	3/4	2/2	4/2	—	6.1	7.2	9	0.100^{+}
Carex membranacea	—	3/4	4/5	4/5	5/4	4/2	2/2	5.2	7.6	22	0.049^{+}
Tofieldia pusilla	—	—	1/1	2/3	3/3	4/3	2/2	5.8	7.6	12	0.039^{+}
Equisetum scirpoides	—	—	2/3	2/2	2/2	3/2	1/1	5.8	7.5	10	0.045^{+}
Cardamine microphylla	—	3/3	2/2	2/2	2/2	1/1	1/1	5.1	8.1	10	0.102^{+}
Anemone parviflora	—	5/7	4/6	7/9	9/8	11/7	5/6	5.2	8.1	43	—
Silene acaulis	—	2/3	3/5	4/5	6/6	12/8	5/6	5.3	8.1	33	0.033^{+}
Papaver macounii subsp. *discolor*	1/4	1/2	3/4	3/3	6/5	10/6	3/3	4.9	7.7	27	0.055^{+}
IIIб. **Амфитолерантные виды со снижением встречаемости в субнейтральной области**											
Poa arctica	1/4	4/5	6/7	4/3	7/6	7/4	—	4.9	7.5	29	0.313
Carex podocarpa	1/4	7/8	8/9	6/7	11/8	8/5	3/3	4.9	7.5	44	0.152
Aconitum delphinifolium subsp. *paradoxum*	1/3	5/5	3/3	3/3	3/2	7/5	1/1	4.9	7.5	23	(0.106)
Oxyria digyna	1/4	5/6	5/6	4/4	3/2	10/7	7/6	4.9	8.1	35	(0.091)
Poa malacantha	—	3/4	5/6	2/3	1/1	10/6	5/6	5.2	7.6	26	(0.094)
Ranunculus nivalis	—	4/5	5/6	1/1	1/1	4/2	2/2	5.0	7.8	17	(0.095)
Число описаний в интервале pH	3	10	10	11	16	22	12				

Примечание. В графах 2—8 в числителе дроби приведено число встреч вида соответствующего интервала pH, в знаменателе — число встреч с поправкой; в графе 12 знаком «$^{+}$» отмечены недостоверные значения η^2 для $\beta=0.95$; в скобках приведены значения η^2, рассчитанные для трех классов градиента pH.

glauca и *Viola epipsiloides*, встречающиеся на силикатных породах и в хионофитных сообществах.

Iб. Гемиацидофиты (базитолерантные ацидофиты), так же как и стеноацидофиты, обнаруживают снижение активности (но меньшее) в карбонатных ландшафтах, о чем можно судить по довольно значительной встречаемости видов

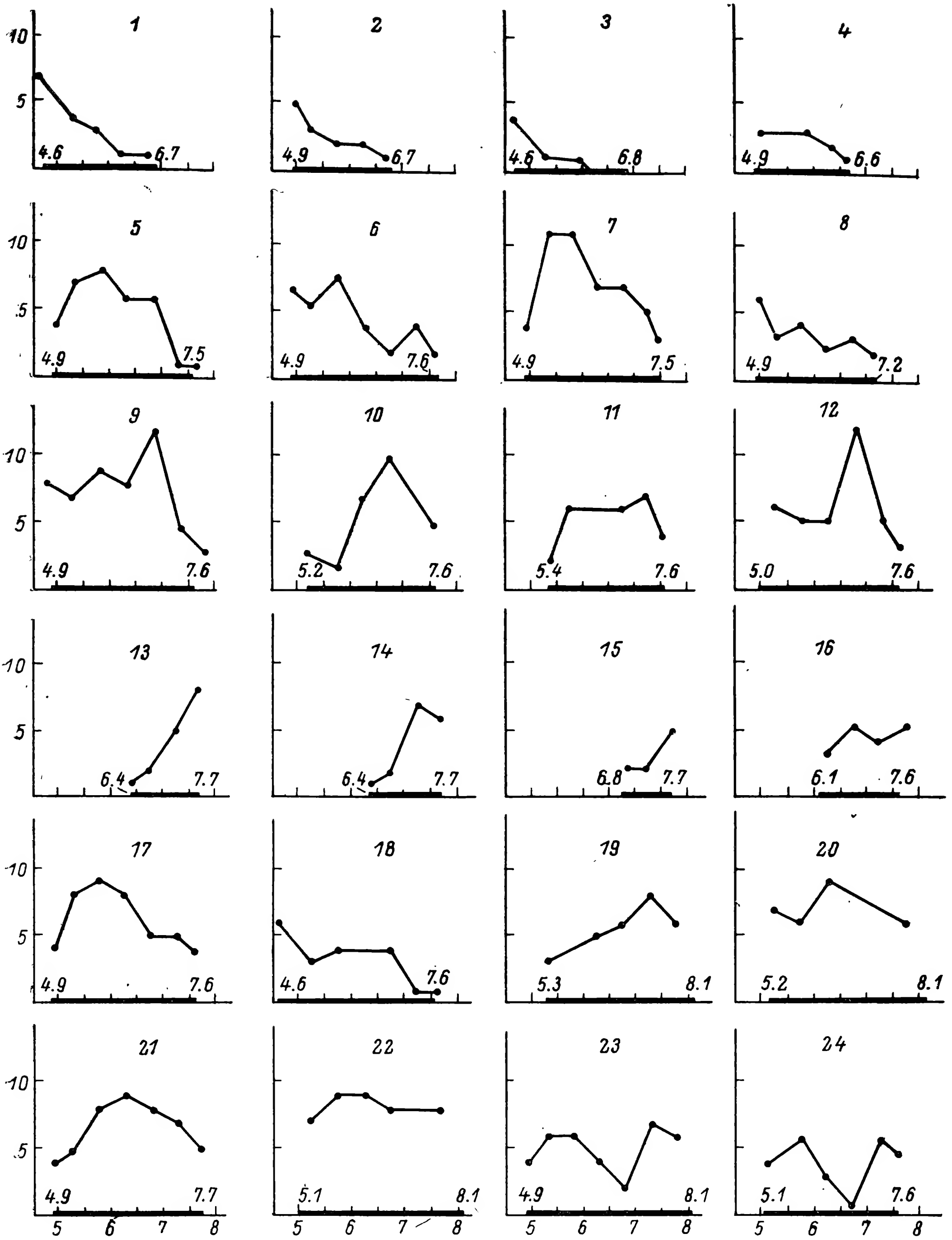


Рис. 2. Распределение встречаемости видов по градиенту pH с учетом поправки.

Стеноацидофиты: *1* — *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *2* — *Carex nesophila*, *3* — *Loiseleuria procumbens*, *4* — *Potentilla hyparctica*; гемиацидофиты: *5* — *Festuca altaica*, *6* — *Saxifraga nelsoniana*, *7* — *Artemisia arctica*, *8* — *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*; гемибазифиты: *9* — *Salix reticulata*, *10* — *Carex scirpoidea*, *11* — *Dryas integrifolia* var. *integrifolia*, *12* — *Thalictrum alpinum*; стенобазифиты: *13* — *Saxifraga oppositifolia*, *14* — *Dendranthema integrifolium*, *15* — *Puccinellia wrightii*, *16* — *Salix rotundifolia*; амфитолерантные виды: *17* — *Dodecatheon frigidum*, *18* — *Cassiope tetragona*, *19* — *Silene acaulis*, *20* — *Anemone parviflora*, *21* — *Trisetum spicatum*, *22* — *Salix polaris*, *23* — *Oxyria digyna*, *24* — *Poa malacantha*. *По оси абсцисс* — шкала pH, *по оси ординат* — число встреч вида с учетом поправки.

в выборке. Бо́льшая часть гемиацидофитов имеет pH-оптимум в интервале 5.0—5.9 и более широкую амплитуду — до 7.6 (см. таблицу). Нижний предел pH у гемиацидофитов, так же как и у ацидофитов, трудно считать достоверным. Для всех видов отмечаются достоверные (и в основном довольно высокие) значения η^2. *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, являясь в силикатных ландшафтах эвритопным видом, в этом районе, так же как и *Empetrum subholarcticum*, встречается преимущественно на песчаниках и сланцах. *Salix chamissonis* практически не встречается на карбонатных породах и занимает как бы промежуточное положение между геми- и стеноацидофитами.

Базифиты. IIа. Гемибазифиты (ацидотолерантные базифиты) в большинстве имеют верхний предел pH 7.6 (см. таблицу). Лишь *Salix reticulata* и *Hedysarum hedysaroides* встречаются при pH ниже 5.0. pH-оптимум лежит в интервале 6.5—6.9 (7.5). По поведению в карбонатных и силикатных ландшафтах гемибазифиты могут быть подразделены на три группы. *Salix reticulata*, *Carex scirpoidea*, *Thalictrum alpinum*, *Dryas integrifolia* var. *integrifolia* встречаются в некарбонатных ландшафтах в транзитно-аккумулятивных элементарных геохимических ландшафтах, где отмечается околонейтральная реакция почвы и происходит аккумуляция ионов кальция (Юрцев, 1977). То же можно сказать и о *Eriophorum triste*, *Arctous erythrocarpa*, *Carex membranacea* и *Anemone parviflora*, отнесенных здесь к группе амфитолерантных видов. Все эти виды (стенотопные в некарбонатных ландшафтах) в карбонатных ландшафтах являются активными эвритопными. Сказанное позволяет отнести их к гемикальцефитам. *Equisetum variegatum*, *Hedysarum hedysaroides*, *Cardamine digitata*, *Parnassia palustris*, *Astragalus umbellatus* и *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, а также *Pedicularis oederi*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*, *Equisetum scirpoides*, *Silene acaulis*, *Papaver macounii* subsp. *discolor* из группы амфитолерантных видов также тяготеют к экотопам с субнейтральной реакцией почвы. Для этих видов также характерно повышение активности в карбонатных ландшафтах.

Lloydia serotina и *Erigeron humilis* не обнаруживают заметных различий в поведении на карбонатных и силикатных породах. Последний характерен для хионофитных и хионофитно-петрофитных сообществ, которые в данном районе отмечены преимущественно на известняках. Поведение *Lloydia serotina*, вероятно, также объясняется недостатком описаний для низких значений pH.

IIб. Стенобазифиты представлены видами, встречающимися только в карбонатных ландшафтах: *Saxifraga oppositifolia*, *Puccinellia wrightii*, *Dendranthema integrifolium*, *Salix rotundifolia* и *Dryas integrifolia* var. *canescens*. Все они являются высокоактивными эвритопными видами, их можно отнести к стенокальцефитам. Лишь у гемихионофита *Salix rotundifolia* pH-оптимум составляет 6.5—7.6, тогда как оптимум остальных видов лежит в интервале 7.0—7.7. Интервал pH — (6.1) 6.4—7.7. Для стенобазифитов отмечаются достоверные значения η^2, которые, однако, заметно ниже, чем у стеноацидофитов. Более низкие в целом значения η^2 в группе базифитов по сравнению с ацидофитами объясняются значительным преобладанием в выборке описаний, заложенных на известняках с высокими значениями pH. Здесь же нужно отметить, что показателем η^2 мало учитывается лимитирующее действие фактора. Очевидно, дисперсионный анализ может лишь подтвердить наличие влияния фактора на распределение вида. Нам трудно согласиться с Баландиным (1982), который, оценивая значимость фактора лишь по величине η^2, делает вывод о недостоверности связи таких нередко стенотопных базифитов (кальцефитов), как *Carex glacialis*, *Saxifraga eschscholtzii*, *Braya aenea*, *Phlox alaxensis*, *Lesquerella arctica*, с высокими интервалами pH почвы на основании того, что η^2 этих видов недостоверны. Он при этом не учитывал низкой встречаемости этих видов, значительного преобладания в выборке описаний с высокими значениями pH, стенотопности видов.

IIIа. Амфитолерантные виды. К этой группе отнесены виды с недостоверными значениями η^2. Многие из них имеют широкую амплитуду pH (см. таблицу) и не обнаруживают заметных различий в поведении на карбонатных и на силикатных породах. Большинство из них встречается при pH 5.1—7.6.

Для ряда видов отмечается повышение встречаемости при кислой реакции почвы (*Dodecatheon frigidum*, *Cassiope tetragona*, *Polemonium acutiflorum* и др.).

с другой стороны, многие виды обнаруживают заметное повышение активности в околонейтральной области pH, о чем уже говорилось выше.

Отметим также группу амфитолерантных видов со снижением встречаемости в субнейтральной области pH (IIIб) (см. таблицу). Интересно, что, за исключением *Poa arctica* и *P. malacantha*, эти виды характерны для нивальных сообществ и входят в нивальный флороценотический комплекс. Подобное поведение обычно трактуется как результат низкой конкурентоспособности видов в субнейтральной области (Ellenberg, 1953; Landolt, 1977).

Ряд фактов заставляет нас предположить, что не pH почвы является фактором, непосредственно влияющим на распределение ацидофитов и базифитов в растительном покрове. Так, на прибрежных участках с интенсивным засолением, где pH почвы сопоставима с таковой на известняках, базифиты практически отсутствуют (за исключением *Puccinellia wrightii*). В сообществах преобладают наряду с галофитами индифферентные к pH почвы виды и в меньшей степени — ацидофиты. То же самое наблюдается и на Гильмимлинейских горячих ключах, где при pH 7.1—8.4 базифиты отсутствуют и только на травертиновых минеральных источниках «Бабушкины Очки», «в воде которых ионы кальция составляют треть от суммы катионов раствора» (Полозова, Юрцев, 1981: 97), отмечены базифиты *Saxifraga oppositifolia* и *Dryas integrifolia*, тогда как в других источниках ионы кальция составляют лишь 8—10 %. Литературные данные (Юрцев, Петровский, 1971; Юрцев, 1974, 1977) и материалы наших исследований показывают, что стенобазифиты на Чукотке встречаются исключительно на известьсодержащих породах, а гемибазифиты — также на породах среднего и основного составов в экотопах, где происходит аккумуляция ионов кальция. Все это говорит о ведущей роли ионов кальция в почвенном растворе и поглощающем комплексе в дифференциации ацидофитов и базифитов, поэтому, как уже отмечалось, перечисленные нами базифиты могут быть охарактеризованы как кальцефиты.

Из 12 стеноацидофитов *Carex nesophila*, *Loiseleuria procumbens*, *Rhododendron camtschaticum* и *Phyllodoce caerulea* характерны для хорошо дренированных экотопов (транзитных и трансэлювиальных элементарных геохимических ландшафтов), причем три первых, встречаясь нередко в мезо- и олигохионных условиях, являются гемиэвритопными гемихионофитами; *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Diapensia obovata*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Empetrum subholarcticum* — эвритопные виды некарбонатных ландшафтов, и лишь *Gentiana glauca*, *Potentilla hyparctica*, *Viola epipsiloides* и *Luzula unalaschkensis* являются характерными стенотопными видами нивальных сообществ. Среди стенокальцефитов только *Salix rotundifolia* обычен в составе содоминантов гемихионофитных сообществ, но регулярно встречается и в мезохионных условиях. Невысокая роль в нивальных сообществах, за исключением гемихионофитных сообществ хорошо дренированных экотопов, стенотопных ацидофитов и кальцефитов, объясняется, вероятно, тем, что для аккумулятивных и транзитно-аккумулятивных элементарных геохимических ландшафтов, к которым приурочена обычно нивальная растительность, различия в pH почвы менее резки на разных почвообразующих породах. На это указывает сравнение распределения сообществ иллювиально-аккумулятивных и транзитно-аккумулятивных экотопов (нивальных) по градиенту pH (см. рис. 1, *1*) с таковыми сообществ элювиальных, трансэлювиальных и транзитных экотопов (рис. 1, *3*), к которым приурочены сухие щебнистые горные тундры. Если в первом случае идет закономерное возрастание числа сообществ в соответствии с общим распределением их по градиенту pH (рис. 1, *4*), то во втором — наблюдаются два пика, соответствующие крайним значениям pH почвы. Как показали исследования на эколого-геоботанических профилях, на отрицательных элементах рельефа, к которым преимущественно приурочены мега- и макрохионные экотопы, pH почвы в некарбонатных ландшафтах в среднем выше, а в карбонатных — ниже по сравнению с мезо-, олиго- и ахионными экотопами, поэтому для нивальных сообществ прежде всего характерны наряду с амфитолерантными видами гемиацидофиты (*Festuca altaica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Artemisia arctica*, *Salix chamissonis*) и гемикальцефиты (*Salix reticulata*, *Thalictrum alpinum*, *Anemone parviflora* и др.). Важно учитывать, что pH-оптимум ацидофитов соответствует пессимуму (минимуму) кальцефитов, и наоборот, и в нивальных сообществах обычно наблюдается сочетание видов этих групп. По их соотношению сообщества следует подразделять на гемиацидофитные и гемикальцефитные.

Встречающиеся на некарбонатных экотопах сообщества, состоящие только из амфитолерантных видов, вероятно, следует относить к гемиацидофитным, так как они имеют негативные отличия (отсутствие кальцефитов). На некарбонатных экотопах сообщества без кальцефитов практически не встречаются ввиду того, что среди последних велика доля эвритопных (в карбонатных ландшафтах) видов — *Salix reticulata*, *Thalictrum alpinum*, *Anemone parviflora*, *Carex scirpoidea*, *Dryas integrifolia* s. str., *D. chamissonis* s. str., *Salix rotundifolia* и др.

Интересно рассмотреть поведение видов в карбонатных и некарбонатных ландшафтах с точки зрения их конкурентоспособности. К настоящему времени накоплено большое количество данных о том, что синэкологический (экологический) ареал и оптимум видов не совпадают с ареалом и оптимумом аутэкологическим (физиологическим) (Ellenberg, 1953; Работнов, 1978, и др.). Как показывают исследования (например, Gigon, 1971), аутэкологический ареал видов, как правило, шире, а аутэкологический оптимум может быть практически противоположен синэкологическому. Важно учитывать также, что аутэкологическое и синэкологическое распределение видов по градиенту какого-либо фактора обычно меняется, если изменяются прочие экологические условия (Ernst, 1978).

Экологический оптимум факультативных кальцефитов (гемикальцефитов, ацидотолерантных кальцефитов) соответствует зоне толерантности факультативных ацидофитов (гемиацидофитов, базитолерантных ацидофитов), и наоборот. A. Gigon (1971), проводивший экспериментальное эколого-фитоценологическое исследование ацидофитных и кальцефитных альпийских лугов на транзитных автономных экотопах в швейцарских Альпах, показал, что большинство кальцефитов сеслериевых лугов способно при отсутствии конкуренции со стороны ацидофитов расти на силикатных почвах (pH 4.7—5.6), тогда как большинство ацидофитов вообще не может расти на карбонатных почвах (pH 6.8—7.5). Это дает основание Gigon рассматривать карбонатные почвы как широко распространенный экстремальный экотоп. В. Лархер (1978: 186) отмечает, что многие виды «не переносят больших концентраций растворенного кальция (сдвига соотношения Ca^{2+} : K^{+} в пользу Ca^{2+})»; азот в карбонатных почвах минерализуется быстрее, а фосфор, железо и тяжелые металлы менее доступны, чем в кислых почвах. Можно предположить, что эвритопные в карбонатных ландшафтах гемикальцефиты становятся стенотопными видами эвтрофных и(или) макрохионных экотопов в результате конкуренции со стороны олиготрофных гипоарктических видов. Аутэкологическая (физиологическая) амплитуда этих видов в некарбонатных ландшафтах, вероятно, гораздо шире. Помимо отмеченных выше гемикальцефитов, у многих видов в карбонатных ландшафтах возрастает активность — *Silene acaulis*, *Papaver macounii* subsp. *discolor*, *Equisetum scirpoides*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*, *Pedicularis oederi*, *Trisetum spicatum* и др.

Любопытно, что ряд амфитолерантных на Чукотке видов в Скандинавии является стенокальцефитами (*Ranunculus nivalis*, *R. sulphureus*, *Sagina intermedia*, *Phippsia algida*) либо гемикальцефитами (*Salix polaris*, *Minuartia biflora*, *Saxifraga tenuis*), а некоторые, тяготеющие к карбонатным породам на Чукотке виды — амфитолерантными (Gjaerevoll, 1956). Возможно, это результат дифференциации таксонов на экологические расы, но нельзя исключать, что в основе этого явления лежат различия в конкурентных отношениях видов в разных регионах. Примечательно, что ацидофиты Чукотки являются таковыми и на Аляске, и в Скандинавии (Gjaerevoll, 1956, 1980).

Важно учитывать также, что результатом жизнедеятельности компонентов олиготрофных гипоарктических тундр являются высвобождение большого количества ионов Al^{3+}, выделение органических кислот корнями растений, понижение pH почвы, повышение уровня вечной мерзлоты, снижение доступных ионов кальция, магния, калия и др. (Юрцев, 1966; Лархер, 1978). Тем самым создаются неблагоприятные условия для существования многих растений.

ЛИТЕРАТУРА

Баландин С. А. Влияние pH почвы на распределение растений в сухих щебнистых горных тундрах юго-востока Чукотского полуострова. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 2, с. 62—68. — *Баландин С. А., Разживин В. Ю.* Влияние снежного покрова на распределение растительности на юго-востоке Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 12, с. 1719—1733. — *Гнибиденко Г. С.* Метаморфические комплексы в структурах северозападного сектора Тихоокеанского пояса. М.: Наука, 1969. 137 с. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — *Миркин Б. М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с. — *Полозова Т. Г., Юрцев Б. А.* Парциальная флора окружения горячих ключей: сосудистые растения. — В кн.: Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981, с. 94—121. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л.: Наука, 1966. 94 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 7, с. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Юрцев Б. А.* Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 832—847. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В.* Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР. — В кн.: Теоретические вопросы фитоиндикации. Л.: Наука, 1971, с. 15—31. — *Ellenberg H.* Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1953, Bd 65, Hf 10, S. 350—361. — *Ellenberg H.* Bodenreaktion (einschliesslich Kalkfrage). — In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd 4. Berlin; Göttingen; Heidelberg, 1958, S. 638—708. — *Ernst W.* Discrepansy between ecological and physiological optima of plant species. A re-interpretation. — Oecol. Plant., 1978, vol. 13, N 2, p. 175—188. — *Gigon A.* Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Zürich, 1971. 159 S. — *Gjaerevoll O.* The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds. Trondheim, 1956. 405 p. — *Gjaerevoll O.* A comparison between the alpine plant communities of Alaska and Scandinavia. — Acta Phytogeogr. Suec., 1980, N 68, p. 83—88. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. — Zürich Veröff. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule, Stift, Rübel, 1977, Hf 64. 203 S.

Ботанический
институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 XII 1984.

УДК 630.182.47.

Бот. журн., т. 71, № 8

Г. Г. Жиляев

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ *SOLDANELLA HUNGARICA* (*PRIMULACEAE*) В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЧЕРНОГОРЫ

G. G. ZHILYAEV. PHENOLOGICAL HETEROGENEITY OF *SOLDANELLA HUNGARICA* (*PRIMULACEAE*) IN THE PLANT COMMUNITIES OF CHERNOGORA MOUNTAIN

Исследован ход сезонного развития *Soldanella hungarica* в лесном Piceetum myrtillosum и луговом Nardetum festucosum rubrae растительных сообществах Черногоры (Карпаты). Неоднородность экологических условий в сообществах вызывает появление ценопопуляционных локусов с несколько измененными сроками фенофаз. Различия в сроках цветения ограничивают возможности обмена генетическим материалом между лесной и луговой ценопопуляциями. Внутрипопуляционная фенологическая гетерогенность способствует регулярности семенного омоложения и расценивается как один из гомеостатических механизмов ценопопуляций.

Исследования хода сезонного развития растений в разной экологической обстановке — важный аспект общего анализа закономерностей функционирования ценопопуляций. Эти сведения позволяют оценить адаптивные возможности видов, перспективы развития ценопопуляций и прогнозировать их судьбу при сукцессиях и дигрессиях растительного покрова.

На протяжении 1974—1983 гг. в Черногоре (Карпаты) мы изучали фенологическую неоднородность сольданеллы венгерской *Soldanella hungarica* Simonk. в сообществах ельника черничного Piceetum myrtillosum (1340 м над ур. м.)

и белоусника красноовсяницевого Nardetum festucosum rubrae (1360 м над ур. м.). Эти растительные сообщества представляют собой начальный и конечный этапы дигрессионного ряда еловый лес—белоусниковый луг, обычного в зонах интенсивных рекреационных и хозяйственных нагрузок в Карпатах. Фенология *S. hungarica* изучена методом фиксированных на трансекте особей (Бейдеман, 1960, 1974; Борисова, 1972). Началом фенофазы считался переход в нее любой из модельных особей, а окончанием — переход всех модельных особей в следующую фазу. Интенсивность и динамику перехода мы выражали в графической форме. Интенсивность перехода отражает процент модельных особей, перешедших в очередную фазу за единицу времени (период между двумя наблюдениями — сутки); динамика перехода — общий процент модельных особей, перешедших в очередную фазу к моменту наблюдения. Учитывая неравномерность начала фенофаз в пределах соцветия (соплодия), особь полагалась вступившей в очередную фазу, если в нее перешел хотя бы один цветок (плод). В зимний период использовали метод траншей (Кожевников, 1931; Восканян, 1966).

По происхождению *S. hungarica* относится к третичному среднеевропейскому роду *Soldanella* из сем. *Primulaceae*. Это эндемик Средней и Северной Европы (Hegi, 1928). На территории УССР встречается в Карпатах в составе растительных сообществ верхнего лесного, субальпийского и альпийского поясов. *S. hungarica* — многолетнее травянистое короткокорневищное вегетативно малоподвижное растение, гемикриптофит. Согласно Г. С. Малышевой (1978), *S. hungarica* следует отнести к длительновегетирующему летне-зимнезеленому виду с двумя генерациями листьев, различающимися по морфолого-анатомическим характеристикам и фотосинтетической способности (Горышина, Заботина, 1977; Жиляев, 1977, 1978, 1981). Листья весенней генерации развиваются из почек возобновления после стаивания снега, одновременно с ростом цветоносного побега. В этот период фотосинтез обеспечивается перезимовавшими листьями прошлогодней генерации. В конце июня—середине июля весенние листья заканчивают развитие и существуют наряду с остатками перезимовавших. В июле (в Nardetum festucosum rubrae)—середине августа (в Piceetum myrtillosum) происходит массовое отмирание листьев прошлогодней генерации, совпадающее с образованием новых, которые полностью развиваются к середине сентября. Перед уходом под снег у *S. hungarica* сохраняются лишь листья последней генерации. Общая продолжительность цикла развития листьев первой генерации составляет 6—7 месяцев, а второй — 12 в ельнике и 11 в белоуснике. Цветочные бутоны закладываются у *S. hungarica* осенью предыдущего года. На способность развития под снегом *S. hungarica* указывали Ф. Шимпер (1908, по: Малиновский, 1959), E. Rübel (1922), позднее — К. А. Малиновский (1959, 1980).

По нашим данным, вынужденный покой наступает с установлением снежного покрова (более 20 см) и падением температуры на поверхности почвы ниже 1.5 °С. В зимний период может происходить незначительное развитие бутонов. Весьма вероятна возможность фотосинтеза еще до полного стаивания снега, когда сила и состав проникающего света становятся достаточными для этого. В результате *S. hungarica* пробивает снег, имея вполне развитые бутоны и интенсивно растущий генеративный побег.

Суммарная листовая поверхность особей достигает максимума к середине июля в Nardetum festucosum rubrae и к середине августа в Piceetum myrtillosum. Максимальная ассимиляционная поверхность особей составляет в Piceetum myrtillosum 46.4, в Nardetum festucosum rubrae — 28.7 см^2.

Учитывая, что подснежное развитие замедленно, фазой бутонизации мы считали период от момента выхода цветоносного побега из-под снега до цветения. В белоуснике эта фаза начинается с середины мая и заканчивается через 19 дней, а в ельнике — с третьей декады мая и заканчивается через 24 дня. Характер перехода в фазу бутонизации в описываемых сообществах неодинаков. В Nardetum festucosum rubrae интенсивность возрастает с 8-го на 10-й день. В этот период ежесуточно заканчивается формирование бутонов у 18—20 % особей ценопопуляций, затем интенсивность падает до 1—2 % и вновь возрастает, достигая 10—11 % в сутки (рис. 1, *а*).

Температурный режим в сообществах
Piceetum myrtillosum и Nardetum festucosum rubrae

Среднесуточная температура, °C	Год	Май			Июнь			Июль			Август		
		декада											
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
		Piceetum myrtillosum											
На поверхности почвы	1975	1.2	5.0	5.7	6.2	12.8	13.7	12.2	14.7	11.1	11.8	13.2	12.0
	1976	0.2	0.0	0.2	7.8	6.8	10.0	12.5	13.6	12.4	9.1	10.2	9.2
	1977	2.7	5.6	6.4	7.9	12.3	9.7	11.6	10.0	12.4	10.5	11.0	9.5
Почвы на глубине 5 см	1975	0.8	3.4	4.3	5.1	10.2	12.1	10.8	12.4	10.4	11.0	10.4	9.2
	1976	0.4	1.2	1.5	4.9	5.2	7.8	7.8	9.8	10.6	6.9	8.0	7.5
	1977	1.1	4.2	4.4	6.5	10.0	8.6	9.5	8.5	9.0	6.8	7.1	6.5
		Nardetum festucosum rubrae											
На поверхности почвы	1975	3.5	7.0	10.0	9.2	16.6	18.4	15.6	17.6	13.2	14.3	13.0	13.3
	1976	1.5	1.8	1.7	15.0	7.6	12.0	14.2	13.6	15.2	12.5	12.5	10.8
	1977	5.1	8.1	9.0	12.1	14.1	12.3	14.7	13.0	15.0	11.8	10.9	10.0
Почвы на глубине 5 см	1975	1.2	2.3	5.2	4.9	9.5	12.6	10.9	11.3	10.5	11.0	10.7	10.9
	1976	0.9	0.9	0.7	8.2	7.2	9.1	11.3	11.4	11.7	10.1	10.0	8.9
	1977	2.0	3.7	4.2	6.0	10.1	10.8	11.3	12.9	11.1	10.2	10.0	9.1

Переход в фазу бутонизации в лесу носит равномерный характер (рис. 1, *б*). К концу первой недели в Piceetum myrtillosum бутонизируют уже 17 % особей *S. hungarica*, а в Nardetum festucosum rubrae — 8 %. Бóльшая продолжительность этой фазы в Piceetum myrtillosum связана с медленным стаиванием снега. Сроки начала бутонизации в обоих сообществах не детерминированы и зависят от метеоусловий года. Так, низкие температуры в мае 1976 г. (см. таблицу) вызвали задержку начала фазы на 7 дней в белоуснике и на 5 дней в ельнике.

Начало цветения в луговом ценозе отмечено в конце третьей декады мая, а в лесном — в середине первой декады июня. Переход ценопопуляции в эту фазу осуществляется за 10 дней в сообществе Nardetum festucosum rubrae и за 12 дней в Piceetum myrtillosum. Графически интенсивность перехода в фазу цветения в обоих ценозах выражена одновершинной кривой с максимумом на 4—5 день (рис. 2, *а*, *б*).

В белоуснике в первые два дня в фазу цветения переходят всего 5 % особей (в ельнике — 22 %), но на лугу этот процесс идет резко по нарастающей — уже на следующие сутки в фазу переходят 20, а на четвертые — 50 % модельных особей. Затем следует столь же резкий спад.

В связи с запаздыванием на 7—8 дней начала фазы цветения в Piceetum myrtillosum она лишь частично перекрывается во времени с цветением в луговой ценопопуляции *S. hungarica*, где около 70 % особей к этому моменту уже переходит в фазу созревания плодов. Этим определяется частичная генетическая изоляция лесной и луговой ценопопуляций *S. hungarica*. На численность цветущих особей, кроме метеоусловий, влияют возрастное состояние и жизненность этих особей. Например, периодичность зацветания старых генеративных особей низшего уровня жизненности — один раз в 4—5 лет, в то время как зрелые генеративные особи высшего уровня жизненности в обеих ценопопуляциях зацветают ежегодно.

Уже на четвертый день после перехода в фазу цветения в ценозах появляются особи *S. hungarica*, вступившие в фазу созревания плодов. Полный переход в нее осуществляется в Nardetum festucosum rubrae начиная с первых чисел июня за 10 дней, а в Piceetum myrtillosum — с конца первой декады июня за 14 дней (рис. 3, *а*, *б*). Первый созревший плод *S. hungarica* в Nardetum festucosum rubrae появляется 5 VII, а в Piceetum myrtillosum — 7 VII. Установлено, что начало фазы созревания плодов в лесу запаздывает по сравнению с наступлением этой фазы в луговых сообществах в среднем на 8 дней, а появле-

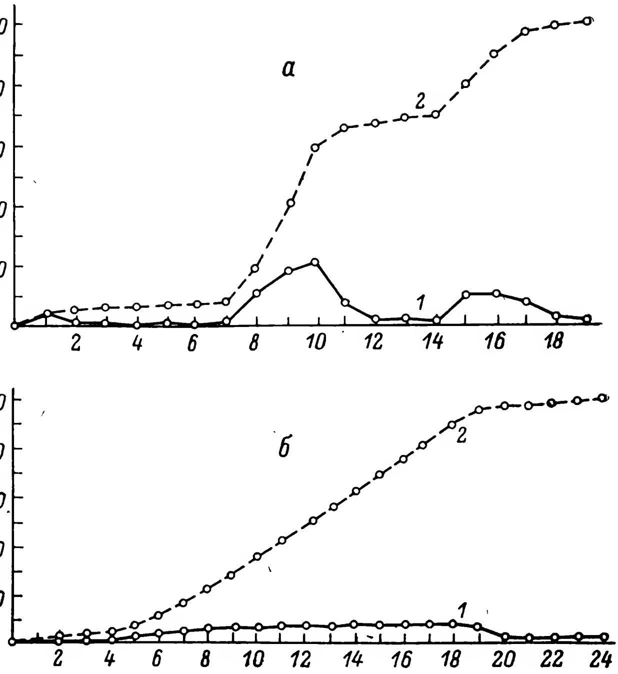


Рис. 1. Интенсивность и динамика перехода в фазу бутонизации *Soldanella hungarica* в Nardetum festucosum rubrae (*а*) и Piceetum myrtillosum (*б*).

Здесь и на рис. 2 и 3: *1* — интенсивность, *2* — динамика. *По оси абсцисс* — длительность перехода в фазу, дни; *по оси ординат* — число особей, перешедших в фазу, %.

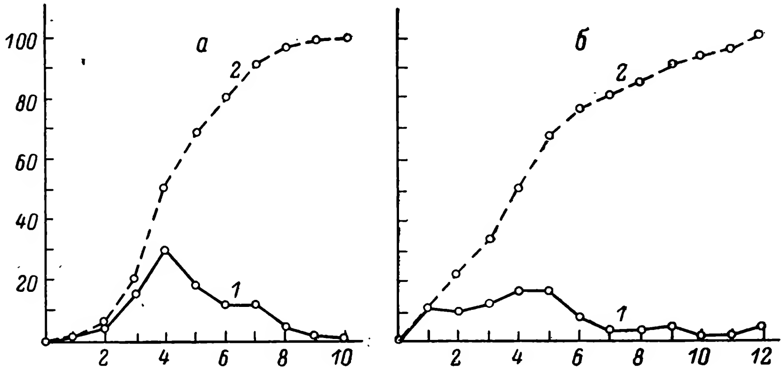


Рис. 2. Интенсивность и динамика перехода в фазу цветения *Soldanella hungarica* в Nardetum festucosum rubrae (*а*) и Piceetum myrtillosum (*б*).

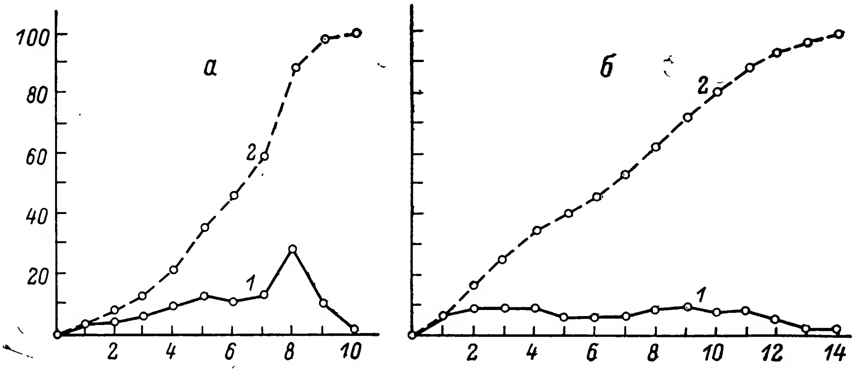


Рис. 3. Интенсивность и динамика перехода в фазу созревания плодов *Soldanella hungarica* в Nardetum festucosum rubrae (*а*) и Piceetum myrtillosum (*б*).

ние первого зрелого плода — всего на 2. Можно сделать вывод, что созревание плодов в Piceetum myrtillosum идет опережающими темпами.

Вслед за этим наступает период, когда плоды имеют вполне созревшие семена, но коробочки их не раскрыты и обсеменение не началось. Он длится с 5 по 12 VII в Nardetum festucosum rubrae и с 7 по 18 VII в Piceetum myrtillosum. Затем начинается фаза обсеменения. Полный переход в нее ценопопуляций осуществляется за 25 дней в Nardetum festucosum rubrae и за 19 дней в Piceetum myrtillosum. Характер перехода в фазу обсеменения не имеет принципиальных различий между лесными и луговыми ценопопуляциями *S. hungarica.*

В Piceetum myrtillosum первые обсеменившиеся особи появляются 21 VII, а полное обсеменение заканчивается 25 VIII, а в Nardetum festucosum rubrae — 16 VII и 14 VIII соответственно. Следует сказать, что состояние полного обсеменения у *S. hungarica* условно. У части плодов (4—7 %) семена не высыпаются полностью и обсеменение фактически заканчивается только весной следующего года. Такая растянутость обсеменения сопровождается растянутостью прорастания семян и появления всходов, чем несколько сглаживается неравномерный в целом характер инспермации, обеспечивается более регулярное пополнение и омоложение ценопопуляций. К середине—концу августа ценопопуляции переходят в фазу, когда закладываются бутоны, почки возобновления и заканчивается формирование листьев второй генерации («зимних»). Таким образом, весь период от бутонизации до обсеменения у *S. hungarica* составляет около 3 месяцев (с середины мая до середины августа в Nardetum festucosum rubrae и с конца мая до конца августа в Piceetum myrtillosum).

Внутри исследованных ценопопуляций выявлены группы с несколько сдвинутыми сроками прохождения фенологических фаз. Возникновение этих групп связано с неоднородностью экологического режима внутри ценозов. Это могут быть понижения рельефа, в которых весной снег стаивает позднее, участки с измененной освещенностью, переувлажненные и т. д. Существование таких внутрипопуляционных локусов обеспечивает виду бóльшую устойчивость при резких нетипичных колебаниях метеоусловий в отдельные годы. Например, сильные и продолжительные заморозки в период цветения в 1976 г. резко снизили число завязавшихся плодов в луговой ценопопуляции *S. hungarica.* Зато на участках, где в этот период еще держался снежный покров, *S. hungarica* зацвела позднее заморозков и общий неурожай семян ценопопуляции в определенной мере был компенсирован урожаем семян в локусах.

S. hungarica — вид, не имеющий глубокого органического покоя, и зимующие почки в тепле могут сразу же трогаться в рост. Вследствие этого в отдельные годы с затяжной теплой осенью в исследованных ценопопуляциях *S. hungarica* отмечены случаи осеннего цветения у небольшой части особей. Этот факт безусловно имеет негативное значение для ценопопуляций, так как жизненное состояние цветущих особей ухудшается и они не генерируют весной. Возможно, что это является одним из препятствий к распространению *S. hungarica* в нижележащие растительные пояса с продолжительной и мягкой осенью и обусловливает нижнюю границу распространения вида.

Мы перенесли 25 зрелых генеративных особей *S. hungarica* из Piceetum myrtillosum в сообщество Piceetum fageto-oxalidosum (920 м). Осенью из них зацвели 22, а весной 17 из 22 погибли. Генерировала лишь одна особь, не давшая полноценных семян. Пересадкой особей *S. hungarica* из луговой ценопопуляции в лесную, и наоборот, установлена способность этого вида к соответствующему изменению хода сезонного развития.

Проведенные исследования дают основания заключить, что различие в ходе сезонного развития *S. hungarica* между лесной и луговой ценопопуляциями ограничивает обмен генетической информацией между ними. В отличие от сроков начала фенофаз интенсивность и динамика перехода отражают внутреннюю устойчивую ритмику ценопопуляций, выработанную в определенных местообитаниях. Существование внутрипопуляционных групп с несколько отличными характеристиками может рассматриваться как один из гомеостатических механизмов, действие которого направлено на обеспечение регулярности семенного возобновления ценопопуляций.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 333—368. — *Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с. — *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1972, т. 4, с. 5—94. — *Вайнагий И. В.* Плодоношение некоторых травянистых растений в разных горных поясах Украинских Карпат. — В кн.: Науч. зап. науч.-природовед. муз. АН УССР, 1961, вып. 9, с. 121—127. — *Восканян В. Е.* О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 2, с. 257—265. — *Горышина Т. К., Заботина Л. Н.* Исследование ассимиляционного аппарата некоторых видов растений под пологом елового леса и на субальпийском лугу в Карпатах. — Лесоведение, 1977, № 2, с. 20—28. — *Жиляев Г. Г.* Изменчивость сольданеллы венгерской и подбельника альпийского в первичных и вторичных экосистемах Черногоры: Тез. докл. XII Всес. совещ. «Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий». Новосибирск, 1977, с. 213—215. — *Жиляев Г. Г.* Анатомо-морфологическая структура листьев подбельника альпийского и сольданеллы венгерской в первичных и вторичных биогеоценозах Карпат и при интродукции. — В кн.: Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. Киев: Наук. думка, 1978, с. 37—38. — *Жиляев Г. Г.* Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1981. 26 с. — *Кожевников А. В.* О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1931, т. 45, вып. 3, с. 79—108. — *Малиновский К. А.* Белоуспиковые пастбища субальпийского пояса Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1959. 204 с. — *Малиновский К. А.* Растительность высокогорья Украинских Карпат. Киев: Наук. думка, 1980. 277 с. — *Малышева Г. С.* Феноритмотипы растений горных лесов южного склона северо-западного Кавказа. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1403—1413. — *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteln-Europa. München, 1928. 417 S. — *Rübel E.* Curvuletum. — In: Mitteilungen aus dem geobotanischen Institutum. Zürich, 1922, S. 3—28.

Львовское отделение
Института ботаники АН УССР.

Получено 21 XI 1983.

УДК 576.312.3 : 582.675.1

Бот. журн., т. 71, № 8

В. И. Трифонова, Е. А. Земскова

О КАРИОТИПЕ *ACONITELLA BARBATA* (*RANUNCULACEAE*)

V. I. TRIFONOVA, E. A. ZEMSKOVA. ON THE KARYOTYPE OF *ACONITELLA BARBATA* (*RANUNCULACEAE*)

Впервые изучен кариотип *Aconitella barbata*. Ранее для этого вида было известно только число хромосом (Захарьева, Астанова, 1968[1]). В результате изучения кариотипа *A. barbata* из 4 популяций было подтверждено определенное ранее диплоидное число хромосом, равное 16, и отмечено несомненное сходство кариотипа *A. barbata* с кариотипами рода *Consolida*. Хромосомный набор характеризуется 2 парами крупных метацентрических хромосом со спутниками и 6 парами более мелких субакроцентрических хромосом. По числу хромосом и по их морфологии *A. barbata* существенно отличается от *A. hohenackeri*.

Aconitella barbata (Bunge) Soják занимает промежуточное положение между родами *Consolida* (DC.) S. F. Gray и *Aconitella* Spach. Эти роды достаточно четко различаются формой верхнего непарного чашелистика и пластинки нектарника. Дополнительным критерием служит различие в анатомическом строении черешка и семенной кожуры (Трифонова, 1977, 1984). У *A. barbata* верхний непарный чашелистик хотя еще со шпорцем, как у представителей рода *Consolida*, но уже с тупым, мешковидным, а пластинка нектарника хотя по форме и сходна с пластинками видов рода *Consolida*, но уже 5-лопастная, как у представителей рода *Aconitella*. К видам рода *Consolida A. barbata* близка и по строению семенной кожуры, особенно к видам секции *Brevipedunculatae*, с представителями которой она связана и общим ареалом. Изолированность ареала *A. barbata* — это единственный среднеазиатский эндемик рода *Aconitella* — также ставит его

---

[1] Под названием *Delphinium barbatum* Bunge.

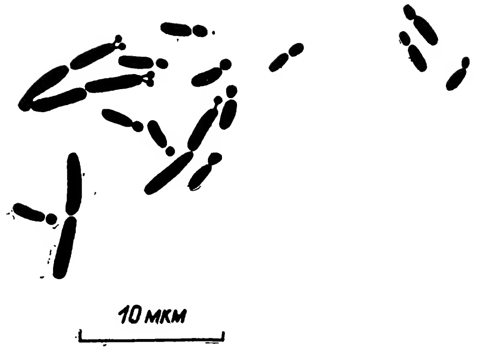


Рис. 1. Метафазная пластинка *Aconitella barbata.*

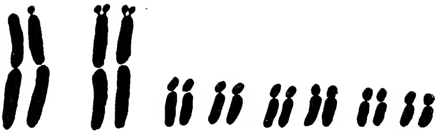


Рис. 2. Хромосомы *Aconitella barbata.*

в особое положение. С другой стороны, по анатомическому строению черешка этот вид несомненно родствен представителям рода *Aconitella* и четко отличается от рода *Consolida.*

Учитывая все вышесказанное, нам показалось интересным исследовать кариотип этого переходного вида и сравнить его с уже изученными кариотипами родов *Aconitella* и *Consolida.*

Виды рода *Aconitella* почти не изучены кариологически. В 1968 г. О. И. Захарьева и С. Б. Астанова установили диплоидное число хромосом 2n=16 для *A. barbata* из Южного Таджикистана с хр. Арук-Тау, а в 1977 г. Р. И. Гагнидзе и О. И. Захарьева изучили кариотип *A. hohenackeri* (Boiss.) Soják.

Представители рода *Consolida* изучены несколько подробнее: в настоящее время числа хромосом определены у 10 из 47 известных видов этого рода. Для всех сообщено одно диплоидное число хромосом 2n=16. У 6 видов, кроме числа, подробно описан кариотип (Левитский, 1931; Kurita, 1957, 1958, 1965; Трифонова, 1973, 1974; Коева-Тодоровска, Ненова, 1976—1977).

Материал и методика

Растения и семена для исследований были собраны В. И. Трифоновой во время экспедиционной поездки в Узбекскую ССР, а также предоставлены Т. Ф. Кочкаревой и И. Н. Белолиповым, которым мы приносим искреннюю благодарность.

Был изучен материал из следующих пунктов: 1) Таджикистан, хр. Ходжа-Казьян, 1300 м над ур. м., 11 VI 1978, Кизинкаева, Кочкарева, № 4965 (TAD); 2) Ташкент, 13 VII 1981, И. Белолипов, семена взяты из живой коллекции Ботанического сада УзССР; 3) Пырейно-разнотравная степь на 57 км от г. Ташкента к урочищу Большой Чимган, отроги Западного Тянь-Шаня, 1 VIII 1981, И. Белолипов, без номера; 4) Узбекская ССР, Самаркандские горы, ниже пос. Аман-Кутан, вдоль засохшего арыка, 17 VII 1982, В. Трифонова, № 197 (LE).

Изучение кариотипа проводили на давленых препаратах кончиков корней проростков семян. Для предобработки использовали 0.05 %-ный раствор колхицина в течение 3 ч. Затем корни фиксировали ацеталкоголем (1 : 3) и окрашивали по Фёльгену. Измерения проводили на 6 метафазных пластинках.

Результаты и обсуждение

У растений из всех трех популяций установлено одно и то же диплоидное число хромосом — 2n=16 (см. таблицу; рис. 1 и 2). Хромосомные наборы представлены двумя парами крупных метацентрических хромосом длиной 10.97—8.03 мкм со спутниками и 6 парами небольших субакроцентрических хромосом, постепенно убывающих по длине (4.10—2.85 мкм). Центромерный индекс первых двух пар равен 44.5—46.4, а остальных 6 пар — 21.7—24.9 %.

Сравнение кариотипа *A. barbata* с ранее исследованными кариотипами рода *Consolida* показало их несомненное сходство как по числу, так и по морфологии

Размеры хромосом *Aconitella barbata*

Пары хромосом	Длина плеч, мкм	Длина хромосомы, мкм	*I*, %
I	5.71+5.26	10.97	46.4
II	4.45+3.58	8.03	44.5
III	3.21+0.89	4.10	21.7
IV	3.12+0.71	3.83	18.5
V	2.76+0.71	3.47	24.6
VI	2.64+0.71	3.35	21.1
VII	2.50+0.71	3.21	22.1
VIII	2.14+0.71	2.85	24.9

хромосом. Наиболее близок к нему *C. orientalis* (J. Gay) Schröding. (секция *Macrocarpae*), кариотип которого представлен двумя парами крупных метацентрических хромосом со спутниками, пятью парами более мелких постепенно убывающих по длине субакроцентрических хромосом и одной парой (III) акроцентрических хромосом. Различия наблюдаются только по степени асимметрии III пары хромосом. К сожалению, нет сведений о кариотипах видов секции *Brevipedunculatae*, наиболее близкой к *A. barbata* по строению семенной кожуры (Трифонова, 1984), экологическим условиям произрастания и по ареалу.

От *A. hohenackeri* кариотип *A. barbata* существенно отличается как по числу хромосом, так и по их морфологии. У *A. hohenackeri* 2n=12. Кариотип представлен четырьмя парами крупных метацентрических хромосом, одной парой телоцентрической и самой маленькой парой хромосом набора — субметацентрической. Первые две пары хромосом набора соответствуют первым двум парам крупных метацентрических хромосом *A. barbata*.

Наши исследования показали, что *A. barbata* по числу хромосом и по их морфологии несомненно более близок к видам рода *Consolida*, чем к *A. hohenackeri*. Для установления действительного статуса этого вида необходимы дальнейшие исследования как представителей рода *Aconitella*, так и наиболее близких к ним видов секции *Brevipedunculatae* рода *Consolida*.

ЛИТЕРАТУРА

Гагнидзе Р. И., *Захарьева О. И.* Хорология и кариотип вида *Aconitella hohenackeri*. — Изв. АН ГССР, сер. биол., 1977, т. 3, № 5, с. 451—457.— *Захарьева О. И.*, *Астанова С. Б.* Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии. — Докл. АН ТаджССР, 1968, т. 11, № 11, с. 72—75. — *Левитский Г. А.* Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике. — Тр. прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 27, вып. 1, с. 187—240. — *Трифонова В. И.* Биосистематическое исследование кавказских видов *Consolida* S. F. Gray. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 505—517. — *Трифонова В. И.* О находке *Consolida glandulosa* (Boiss. et Huet) Bornm. в Армянской ССР. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 394—398. — *Трифонова В. И.* Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 6, с. 865—867. — *Трифонова В. И.* Морфология семян и анатомическая характеристика семенной кожуры ряда представителей родов *Aconitella*, *Delphinium* и *Aconitum* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1336—1341. — *Коева-Тодоровска*, *Ненова И.* Кариологично поучване на някой видове от сем. *Ranunculaceae*, растящи в България. — Годишник на Софийкс. ун-та «Климент Охридски», Биол. ф-т, 1976—1977, т. 70, кн. 2, с. 35—48. — *Kurita M.* Chromosome studies in *Ranunculaceae*. V. Karyotypes of the subtribe *Delphiniinae*. — Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. Biol., 1957, vol. 5, N 2, p. 30—32. — *Kurita M.* Chromosome studies in *Ranunculaceae*. VIII. Karyotypes and chromosome numbers of some genera. — Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 1958, vol. 6, N 5, p. 1—14. — *Kurita M.* Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXIII. Karyotypes and chromosome numbers of some species. — Mem. Ehime Univ. Sect. II (Sci.), ser. Biol., 1965, vol. 5, N 2, p. 27—30.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 IV 1985.

УДК 581.332 : 582.272.462

Г. М. Воскобойников, В. Н. Мальцев, Н. О. Агоева

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЗООСПОР *LAMINARIA JAPONICA* (*LAMINARIACEAE*)

G. M. VOSKOBOINIKOV, V. N. MALTSEV, N. O. AGOYEVA. ZOOSPORE ULTRASTRUCTURE IN *LAMINARIA JAPONICA* (*LAMINARIACEAE*)

При исследовании ультраструктуры зооспор бурой водоросли *Laminaria japonica* впервые у ламинариевых описаны наличие покрова — прообраза будущей целлюлозной оболочки, одновременное присутствие в зооспоре митохондрий с трубчатыми и пластинчатыми кристами, запасное вещество, занимающее до 60 % площади среза зооспоры. Обсуждаются особенности строения хлоропласта, ядра, комплекса Гольджи. Отмечено отсутствие стигмы.

Одним из важных этапов жизненного цикла морских макрофитов является процесс спорообразования и развития спор. Среди многочисленных работ, посвященных этому периоду онтогенеза, мы выделили те, которые проводились на водорослях — представителях сем. *Laminariaceae* (Kaneko, 1972; Петров, 1977; Lüning, 1981). В этих работах приводятся данные о микроскопическом строении спор от момента выхода их из ткани растения до образования гаметофита, рекомендуются условия, способствующие их развитию. Имеются немногочисленные сведения о тонком строении зооспор ламинариевых водорослей (Bisalputra e. a., 1971; Oliveira e. a., 1980; Henry, Cole, 1982). В задачу нашего исследования входило изучение ультраструктуры зооспор *Laminaria japonica* Aresch.

Материал и методика

Двухгодичные талломы *Laminaria japonica* отбирали у островов Верховского в Японском море с глубины 3—5 м. Наличие зрелой репродуктивной ткани определяли путем изучения поперечных срезов пластин ламинарии японской под микроскопом. Зрелые слоевища очищали от обрастаний, отмывали и подсушивали на воздухе в тени в течение 8—10 ч с целью достижения одновременного массового выхода зооспор. Затем слоевища погружали в емкость с отфильтрованной морской водой. Через 30 мин слоевища удаляли и полученную суспензию зооспор фильтровали до исчезновения слизи через двойное капроновое сито № 76. Отфильтрованную и охлажденную до 8 °C суспензию центрифугировали при 2000 *g* 15 мин.

Для электронно-микроскопического изучения центрифугат фиксировали 2.5 %-ным глутаровым альдегидом в течение 2 ч, отмывали в двух смесях буфера по 2 ч в каждой, дофиксировали в течение 1 ч в 1 %-ном OsO_4, дегидратировали в спиртах восходящей концентрации, затем в абсолютном ацетоне и заливали в аралдит. При фиксации и отмывке использовали 0.1 M какодилатный буфер. Фиксирующие растворы имели pH 7.2—7.4 и были изотоничны среде обитания исследуемых организмов. Полученные на ультрамикротоме LKB срезы просматривали в электронном микроскопе JEM-100B.

Результаты и обсуждение

Выделенные зооспоры *Laminaria japonica* имеют округлую форму, диаметр 6—8 мкм (см. таблицу, *1*), что согласуется с данными других исследователей, полученными при изучении зооспор ламинариевых (Kaneko, 1972; Петров, 1977; Oliveira e. a., 1980; Henry, Cole, 1982). Большинство зооспор имеет покровы толщиной до 0.12 мкм. При большом увеличении в покрове различаются (см. таблицу, *2*) внешняя мембрана толщиной 20—25 нм, межмембранное пространство 35—50 нм, в котором может обнаруживаться мелкозернистый матрикс и мембранный материал, 2 параллельные мембраны толщиной 10 нм каждая, на расстоянии 10—15 нм друг от друга, не повторяющие контуров внешней мембраны. На отдельных участках пространство между этими мембранами не прослеживается. С внутренней стороны клетки параллельно этим мембранам, повторяя их контуры, на расстоянии около 15 нм выявляется плазмалемма. В зоне покрова сразу под плазмалеммой обнаруживается большое число пузырьков с содержимым различной электронной плотности, скопления гранулярного и фибриллярного материала. Данные о наличии какого-либо покрова, окружающего зооспоры, у представителей порядка ламинариевых в литературе отсутствуют. T. Bisalputra с соавторами (1971) и L. Oliveira с соавторами (1980) называют высвободившиеся, свободно плавающие зооспоры *L. saccharina* голыми и описывают появление оболочки гликопротеиновой природы при прикреплении этих зооспор к субстрату. В нашем исследовании зооспоры были выделены и зафиксированы сразу после выхода их из спорогенной ткани. Анализ электронно-микроскопических фотографий показал, что лишь некоторые из спор (около 25 %) окружены только плазмалеммой, все остальные имеют покров. Можно предположить, что в период нахождения в спорогенной ткани клетка-спора окружена только плазмалеммой, однако к моменту выхода из ткани уже имеет покров, предохраняющий ее от неблагоприятных факторов внешней среды. Описанный нами покров, по всей видимости, — основа будущей «толстой» оболочки эмбриоспоры (Петров, 1977; Oliveira e. a., 1980).

В зооспорах выявляется ядро (см. таблицу, *1*, *4*) преимущественно округлое или округло-удлиненное, размером около 1.5×3 мкм. Чаще всего ядро обнаруживается в центре клетки. Оболочка ядра прослеживается на всем ее протяжении. Перинуклеарное пространство электронно-прозрачно. Число пор в ядерной оболочке невелико. Хроматин большей частью локализован у внутренней поверхности ядерной оболочки, преимущественно в конденсированной форме. Электронно-плотный материал хроматина занимает до 40 % площади среза ядра. По нашим наблюдениям, ядрышко на срезах зооспор ламинарии отсутствует, по данным других исследователей (Henry, Cole, 1982), оно встречается чрезвычайно редко.

На большинстве срезов зооспор выявляются 1—2 хлоропласта, размер которых колеблется по длинной оси от 2 до 5.2, а в поперечнике — от 0.8 до 1.5 мкм (см. таблицу, *3*, *4*). Аналогичные по форме и размеру хлоропласты наблюдали большинство исследователей в зооспорах порядка *Laminariales*. На фотографиях довольно часто просматривается контакт наружных мембран оболочки соседних хлоропластов. Можно было бы предположить, что это один разветвленный хлоропласт, однако анализ серийных срезов показал в свободно плавающих зооспорах присутствие двух хлоропластов. На одной из представленных фотографий (см. таблицу, *4*) можно видеть делящийся хлоропласт. Таким образом, наши наблюдения не совпадают с точкой зрения E. Chi и M. Neushul (1972), P. Collins и P. Kugrens (1975) об единственном хлоропласте в зооспорах *Laminariales* и соответствуют данным R. Toth (1974), E. Henry и K. Cole (1982), показавших у зооспор *Chorda tomentosa* и *Laminaria saccharina* наличие двух разделившихся хлоропластов.

В хлоропластах бурых водорослей тилакоиды сгруппированы в пачки, преимущественно по 3 в каждой (Dodge, 1973). Среди исследованных зооспор встречаются хлоропласты как с четко выраженной упаковкой тилакоидов по 3, так и такие, у которых морфологически оформленная ламеллярная система еще не наблюдается.

Строма всех хлоропластов равномерно насыщена рибосомами. Пиреноид и пластоглобулы не обнаружены. Присутствие пиреноида не отмечали большинство авторов, работающих с водорослями порядка *Laminariales*. Лишь E. Chi (1971) и D. Walker (1979) описали пиреноид у представителей родов *Macrocystis* и *Nereocystis*, однако на приведенных ими фотографиях пиреноид различить невозможно.

До 35—60 % площади среза большинства клеток занято бесструктурным, по-видимому, запасным веществом (см. таблицу, *1*), указаний о химическом составе которого в настоящее время не имеется. Можно предполагать его полисахаридную природу, учитывая, что зооспоре до момента прикрепления к субстрату предстоит интенсивное движение. Вопрос, где сформировалось запасное вещество, обнаруживаемое в цитоплазме: в спорогенной ткани или в хлоропластах зооспор, пока остается открытым. Ответ на него может дать исследование синтеза запасных продуктов с применением меченого углерода.

На срезе зооспоры выявляется до 5 митохондрий округлой формы, диаметром 1.2—1.8 мкм (см. таблицу, *4—6*). Локализованы митохондрии преимущественно под клеточной оболочкой. Подобная локализация отмечалась в клетках целого ряда беспозвоночных и обычно связывалась с усилением дыхания (Машанский, Рогозкин, 1965; Гинзбург, 1977). Чрезвычайно интересно присутствие в зооспорах митохондрий как с трубчатыми, так и с пластинчатыми кристами. Известно, что у одноклеточных эвкариотных организмов форма крист митохондрий — весьма консервативный признак: они бывают либо трубчатыми, либо пластинчатыми (Машанский и др., 1975; Серавин, 1980). Работами А. Поликара и М. Бесси (1978), В. Ф. Машанского с соавторами (1975) была отмечена возможность одновременного присутствия в разных тканях многоклеточных животных митохондрий как с трубчатыми, так и с пластинчатыми кристами. А. А. Максимович (1969) при исследовании клеток печени тихоокеанского лосося в период нереста отмечал изменение формы крист митохондрий. Причины консервативного характера формы крист у одноклеточных эвкариот и лабильность формы у некоторых многоклеточных пока не выяснены. Не исключено, что наличие в зооспоре ламинарии митохондрий как с пластинчатыми, так и с трубчатыми кристами связано с изменением функциональной активности митохондрий в период развития спор.

Комплекс Гольджи обнаруживается в зооспорах на небольшом расстоянии от плазмалеммы (см. таблицу, *7*). На фотографиях прослеживается «дорожка» пузырьков с содержимым различной электронной плотности от диктиосомы к плазмалемме. Учитывая показанную многими исследователями роль комплекса Гольджи в образовании плазмалеммы, трихоцист, пластинок теки, чешуек (Anderson, 1962; Lucas, 1970), вполне вероятно его участие в построении покрова у зооспор ламинарии. Они обладают развитым двигательным аппаратом — двумя жгутиками. Согласно данным D. Hibberd и G. Leedale (1970), Henry и Cole (1982) и по нашим наблюдениям на фиксированном материале и in vivo, жгутики ламинарии различаются по длине. Толщина их примерно равная. На полученных электронно-микроскопических фотографиях (см. таблицу, *5*) прослеживается типичная для водорослей структура жгутиков (Седова, 1977). Присутствие мастигонем не наблюдалось; не отмечал их и Toth (1974) при исследовании двигательного аппарата *Chorda tomentosa*.

Известно, что зооспоры большинства водорослей обладают фототаксисом (Dodge, 1969; Седова, 1977). При электронно-микроскопическом наблюдении в них отчетливо выявляется стигма. Toth (1974) продемонстрировал присутствие стигмы у *Ch. tomentosa*. Henry и Cole (1982), обсуждая наличие глазка и фототаксиса у *Laminariales*, указывали противоречивость имеющихся в литературе сведений. Проведенные нами светооптические и электронно-микроскопические исследования зооспор ламинарии подтвердили отсутствие стигмы. Более того, наши данные, а также наблюдения Т. Н. Крупновой (1982) за подвижными зооспорами *Laminaria japonica* ставят под сомнение вероятность наличия у них фототаксиса.

Авторы выражают признательность Ю. Е. Петрову за консультации при подготовке работы к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Воскобойников Г. М., *Машанский В. Ф.*, *Ле Нгуен Хиеу*. Строение симбиотических водорослей из различных видов герматипных кораллов. — Биология моря, 1983, № 3, с. 52—57. — *Гинзбург Э. Л.* Ультраструктура и некоторые показатели функциональной активности латеральных клеток ресничного эпителия жабер перловицы при действии повышенной температуры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 22 с. — *Крупнова Т. Н.* Закономерности размножения ламинарии японской (*Laminaria japonica* Aresch) — объекта марикультуры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 22 с. — *Максимович А. А.* Изучение тонкой структуры митохондрий и эндоплазматического ретикулума в клетках печени нерестующегося тихоокеанского лосося. — В кн.: 7 Всес. конф. по электронной микроскопии. М.: Наука, 1969, с. 14. — *Машанский В. Ф.*, *Боброва И. Ф.*, *Дроздов А. Л.*, *Рижамадзе Н. А.* Консерватизм в ультраструктуре мембранных компонентов митохондрий. — В кн.: Структура и функция биологических мембран. М.: Наука, 1975, с. 45—48. — *Машанский В. Ф.*, *Рогозкин В. А.* Изменение ультратонкой организации митохондрий при мышечной деятельности и гипотермии. — В кн.: Электронная и флюоресцентная микроскопия клетки. М.: Наука, 1965, с. 61—67. — *Петров Ю. Е.* Отдел бурые водоросли (*Phaeophyta*). — В кн.:

Жизнь растений. Т. 3. М.: Просвещение, 1977, с. 143—191. — *Поликар А.*, *Бесси М.* Элементы патологии клетки. М.: Мир, 1978. 348 с. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 173 с. — *Серавин Л. Н.* Макросистема жгутиконосцев. — В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Наука, 1980, с. 4—22. — *Anderson E.* A cytological study of *Chilomonas paramaecium* with particular reference to the so-called trychocysts. — J. Protozool., 1962, vol. 9, N 4, p. 380—395. — *Bisalputra T.*, *Shield C. M.*, *Markham J. W.* In situ observations of the fine structure of *Laminaria* gametophytes and embryos in culture. 1. Methods and the ultrastructure of the zygote. — J. Microscop., 1971, vol. 10, N 11, p. 83—98. — *Chi E. Y.* Brown algal pyrenoids. — Protoplasma, 1971, vol. 72, N 1, p. 101—104. — *Chi E. Y.*, *Neushul M.* Electron microscopic studies of zoosporogenesis in *Macrocystis.* — In: Proceedings of the 7th Intern. Seaweed Symp. / Ed. by K. Nisizawa. Tokyo: Univ. Tokyo Press, 1972, p. 181—187. — *Collins P. D.*, *Kugrens P.* Comparative ultrastructure of zoosporogenesis in the *Laminariales.* — J. Phycol., 1975, vol. 11, N 1, p. 35—42. — *Dodge J. D.* A review of the fine structure of algal eyespots. — Br. Phycol. J., 1969, vol. 4, N 2, p. 199—210. — *Dodge J. D.* The fine structure of algal cells. London; N. Y., 1973. 261 p. — *Henry E.*, *Cole K.* Ultrastructure of swarmers in the *Laminariales* (*Phaeophyceae*). 1. Zoospores. — J. Phycol., 1982, vol. 18, N 4, p. 550—569. — *Hibberd D. J.*, *Leedale G. F.* *Eustigmatophyceae* — a new algal class with unique organization of the motile cell. — Nature, 1970, vol. 225, N 5234, p. 758—760. — *Kaneko T.* Sporogenesis in *Laminaria japonica* var. *ochotensis* Okamura. — Sci. Rep. Hokk. Fish. Exper. Stat., 1972, vol. 21, N 2, p. 45—49. — *Lucas J. A. N.* Observations on the ultrastructure of representatives of the genera *Hemiselmis* and *Chroomonas* (*Cryptophyceae*). — Br. Phycol. J., 1970, vol. 5, N 1, p. 29—37. — *Lüning B. K.* Egg release in gametophytes of *Laminaria saccharina*: induction by darkness and inhibition by blue light and U. V. — Br. Phycol. J., 1981, vol. 16, N 4, p. 379—393. — *Oliveira L.*, *Walker D. C.*, *Bisalputra T.* Ultrastructural, cytochemical and enzymatic studies on the adhesive «Plaques» of the brown algae *Laminaria saccharina* (L.) Lamour (Nort) Post et Purr. — Protoplasma, 1980, vol. 104, N 1—2, p. 1—15. — *Toth R.* Sporangial structure and zoosporogenesis in *Chorda tomentosa* (*Laminariales*). — J. Phycol., 1974, vol. 10, N 2, p. 170—185. — *Walker D. C.* The cytology of lamina morphogenesis during sorus and zoospore development and release in *Nereocystis lutkeana* P. and R. (*Phaeophyta*). — Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia, 1979. 460 p.

Мурманский морской биологический
институт КФ АН СССР,
Дальние Зеленцы,
Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР
Владивосток.

Получено 29 VII 1984.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.542.1

Е. Б. Алексеев

НОВЫЕ УЗКОЛИСТНЫЕ ОВСЯНИЦЫ (*FESTUCA, POACEAE*) ТРОПИЧЕСКОЙ И ЮЖНОЙ АФРИКИ

E. B. ALEXEEV. NEW NARROW-LEAVED *FESTUCA* (*POACEAE*) MEMBERS FROM TROPICAL AND SOUTH AFRICA

Описаны 4 новых вида рода *Festuca* из тропической и южной Африки. Повышены в ранге до видов 5 таксонов, описанных ранее как внутривидовые. Выбраны лектотипы для некоторых африканских видов и их синонимов.

Злаки большого и полиморфного рода *Festuca* L. в тропической и южной Африке издавна привлекали внимание систематиков и хорошо изучены в таксономическом отношении. Еще в прошлом веке опубликован ряд обработок этого рода, выполненных очень тщательно и квалифицированно, несмотря на скудность материала, на котором они основаны (Nees, 1841; Richard, 1851; Stapf, 1900). Многочисленные новые таксоны из тропической и южной Африки описал A. Saint-Yves (1927a, b, 1929), занимавшийся изучением рода *Festuca* во всемирном масштабе. Овсяницы тропической Африки критически обработаны в сводках O. Hedberg (1957) и W. D. Clayton (1970), в которых для каждого вида сведена синонимика с указанием типов и лектотипов как принимаемых этими авторами названий, так и синонимов.

Просмотр материала по овсяницам тропической и южной Африки, хранящегося в гербариях Кью (K), Берлина (B), Упсалы (UPS) и Ленинграда (LE), позволил нам убедиться в существовании в этом регионе новых узколистных видов рода, которые мы описываем в настоящей статье. Одновременно мы старались выбрать лектотипы для таксонов, не типифицированных до настоящего времени, независимо от того, считаем ли мы их обособленными видами или лишь синонимами. Ряд видов, близкое родство которых не вызывает сомнений, объединены в «виды-агрегаты».

F. aggr. *abyssinica* Hochst. ex A. Rich. (*F. richardii* E. Alexeev, *F. schimperiana* A. Rich., *F. abyssinica* Hochst. ex A. Rich., *F. rigidiuscula* E. Alexeev, *F. acamptophylla* (St.-Yves) E. Alexeev, *F. hedbergii* E. Alexeev).

Виды этой группы сходны габитуально, общим планом анатомического строения пластинок листьев (рис. 1, *а*, *л*, *м*, *с*), почти целиком перепончатыми колосковыми чешуями, немного уступающими, равными или превосходящими по длине нижние цветковые чешуи (рис. 1, *в*, *ж*, *з*), килеватыми нижними цветковыми чешуями (рис. 1, *б*, *и*, *о*, *п*), голой завязью (рис. 1, *г*). В цитированных работах все эти виды объединены в один, однако хорошо отличаются друг от друга существенными в таксономии рода признаками, что, несмотря на отсутствие географических различий между многими из них, не оставляет сомнений в необходимости разделения сборного вида *F. abyssinica* s. l.

F. richardii E. Alexeev sp. nov. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* «f. inter var. *genuinam* et var. *intermediam* ambig.» St.-Yves, 1929, Candollea, 4 : 86 (рис. 1, *а*—*д*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum a basi usque ad medium integrae, in fibras longitudinales non solutae, leves. Ligulae brevissimae, truncatae, 0.3—0.7 mm lg., eciliatae. Laminae foliorum virides, flaccidae, omnes complicatae, obtuse angulatae, 0.6—0.9 mm in diam., 3—30 cm lg., apice acutae vel obtusiusculae, (5) 7-nerves, subtus scabrae vel subleves, supra

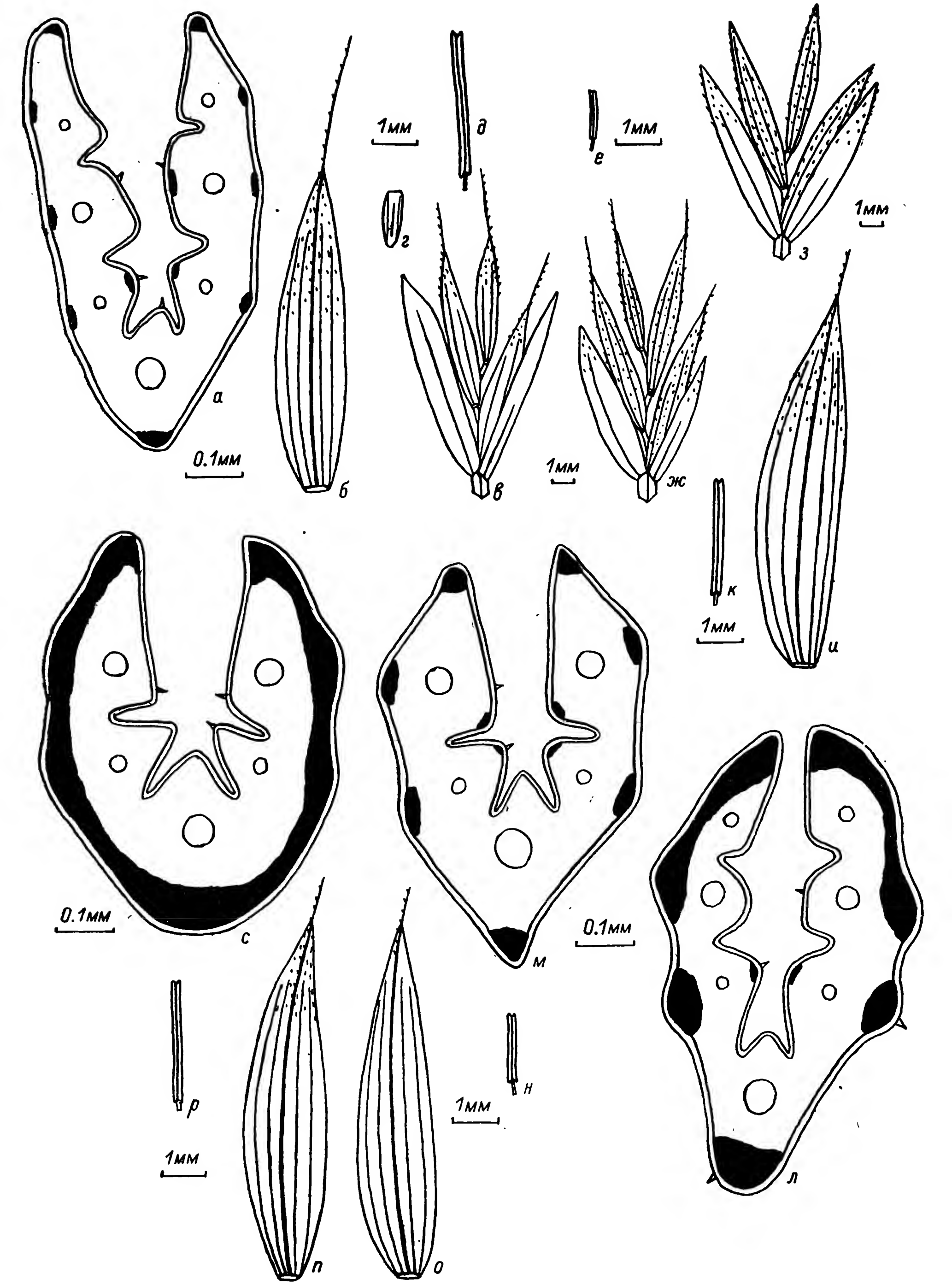


Рис. 1. *Festuca richardii* (*а—д*), *F. schimperiana* (*е, ж*), *F. abyssinica* (*з*), *F. rigidiuscula* (*и—л*), *F. acamptophylla* (*м—о*), *F. hedbergii* (*п—с*).

а, л, м, с — пластинки листьев на поперечных срезах; *б, и, о, п* — нижние цветковые чешуи; *г* — завязь; *д, е, к, н, р* — тычинки; *в, ж, з* — колоски.

(3)-5-costatae, trichomatibus sparsissimis usque ad 0.03 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, tenuibus, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, 12—60 cm alti, usque ad 1—1.5 mm in diam., binodes, nodis occultatis, basi approximatis. Paniculae angustae, 3—12 cm lg., ramulis scabris, plus minusve ramificantibus, usque ad 1—6 cm lg. Spiculae stramineo-violaceae, 3—4-florae, lanceolatae, 9—10 mm lg. Glumae membranaceae, leves, apice acutae, inferiores lanceolatae, usque ad $^1/_4$—$^1/_2$ 3-nerves, 6—8 mm lg., superiores late lanceolatae, usque ad apicem 3-nerves, 7.5—9 mm lg. Lemmata carinata, usque ad medium scabriuscula, 5-nervia, 6—7.2 mm lg., apice integra, in aristam 2—4 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad medium scabrae. Antherae 2—3 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi.

Typus: Abyssinia, auf Ras Gunna, 12 000′, 15 XII 1863, n° 1560, Schimper (B, cum isotypo!).

Paratypi: Äthiopien, Hochsemyen, am Aufstieg vom Lagerplatz Kurbät Mätaya zum Buahit-Pas, im Lobelien-Grasland, frischer NW-Hang, 3860 m, 10 XI 1960, n° 1094, O. Sebald (B!); Äthiopien, Hochsemyen, zwischen Kurbät Mätaya und Buahit-Pas, im Lobelien-Grasland häufig, 4080 m, 10 XI 1966, n° 1103, id. (B!).

Эндемичный для высокогорий Эфиопии вид, сразу отличающийся от произрастающих там близких видов *F. abyssinica* и *F. schimperiana* крупными пыльниками (рис. 1, *д*) и рядом других признаков (табл. 1).

F. schimperiana A. Rich. 1851, Tent. Fl. Abyss. 2 : 433. — Lectotypus (Clayton, 1970 : 60): Schimperi iter Abyssinicum, Demerki, 9 VIII 1838, n° 1384 (P; isolectotypi: B — 2 specim.!). — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *intermedia* f. *setifolia* St.-Yves, 1929, l. c.: 86. — Lectotypus (selectus hoc loco): Abyssinia, pr. Demerk (Semen), 27 X 1850, n° 120, Schimper (B!) (рис. 1, *е*, *ж*).

Типовые экземпляры f. *setifolia* не отличаются существенно от типичной *F. schimperiana.*

F. abyssinica Hochst. ex A. Rich. 1851, l. c. : 432. — Typus: Schimperi iter Abyssinicum, plantae Adoënsis, in regione superiori montis Scholoda, 26 X 1837, n° 410 (P; isotypi: B — 2 specim.! LE — 5 specim.!). — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *genuina* f. *aristulata* St.-Yves, 1929, l. c.: 84. — Lectotypus (selectus hoc loco): Abyssinia, Tselga, 8500′, 5 X 1862, Schimper (B, cum isolectotypo!) (рис. 1, *з*).

Цитированный экземпляр f. *aristulata*, как и другие синтипы этой формы, ничем существенным не отличаются от типовых экземпляров *F. abyssinica.*

F. rigidiuscula E. Alexeev sp. nov. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* var. *typica* St.-Yves, 1927a, Rev. Bret. Bot. 2 (Clav. anal. Festuc.): 75, quoad hab. «Cameroun», non s. str. (рис. 1, *и*—*л*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum leves vel scabriusculae, a basi usque ad $^1/_2$—$^2/_3$ integrae, in fibras longitudinales non solutae vel plus minusve solutae, foliorum culmeorum vulgo incrassatae. Ligulae brevissimae, truncatae, 0.5—1 mm lg., ciliolatae. Laminae foliorum atrovirides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, acute angulatae, 0.7—0.9 mm in diam., 5—40 cm lg., apice obtusae, (5) 7-nerves, subtus scabriusculae, rarius leves, supra 3—5-costatae, trichomatibus sparsissimis 0.02—0.04 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, crassis, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves vel sub panicula scabri, 15—80 cm alti, usque ad 1—2 mm in diam., binodes, nodis occultatis, basi approximatis. Paniculae angustissimae, 7—20 cm lg., ramulis scabris, rectis, appressis, plus minusve ramificantibus, usque ad 4 cm lg. Spiculae atroviolaceae, 3—4 (5)-florae, lanceolatae, aggregatae, 8—11 mm lg. Glumae membranaceae, leves, inferiores lanceolatae, apice acutae, usque ad $^1/_2$—$^2/_3$ 3-nerves, 5—7 mm lg., superiores lanceolatae vel ovato-lanceolatae, apice obtusae vel obtusiusculae, usque ad apicem 3-nerves, 6—8.5 mm lg. Lemmata carinata, usque ad $^1/_2$—$^2/_3$ scabra, 5-nervia, 7.5—9 mm lg., apice integra, in aristam 0.8—2 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad $^1/_3$—$^1/_2$ scabrae. Antherae (1.5) 1.8—2.6 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Kamerun, 3000 m, 13 II 1891, n° 797, Preuss (B!).

Paratypi: Cameroons Mountain: 10 000′, n° 2087, G. Mann. (LE!); 12 000—13 000′, 18 III 1931, n° 1245, T. D. Maitland (B!); 13 336′, 18 III 1931, n° 1247, id. (LE!); 3200 m, 30 XII 1967, n° 1193, A. Muorillon (UPS!); 3400 m, praire, 30 XII 1967, n° 1202, id. (K!).

ТАБЛИЦА 1

Различия между видами *Festuca* aggr. *abyssinica*

Признак	*F. richardii*	*F. schimperiana*	*F. abyssinica*	*F. rigidiuscula*	*F. acamptophylla*	*F. hedbergii*
Влагалища	До середины замкнуты	Почти доверху замкнуты				Почти до основания расщеплены
Пластинки листьев по консистенции	Более или менее мягкие, поникающие			Жесткие, торчащие		
Пластинки листьев в очертании	Тупоугольные			Остроугольные		Почти цилиндрические
Пластинки листьев на верхушке	Острые или туповатые	Острые		Тупые	Острые	
Пластинки листьев снаружи	Шероховатые или гладкие	Гладкие		Шероховатые или гладкие	Гладкие	
Проводящих пучков в пластинках листьев	(5) 7		7	(5) 7	5 (7)	5
Тяжи склеренхимы в пластинках листьев	Узкие, обособленные			Широкие, обособленные		Широкие, сливающиеся
Колоски	С розовато-фиолетовым оттенком, реже зеленые		Соломенные или бледно-зеленые	С розовато-фиолетовым оттенком		
Верхняя колосковая чешуя на верхушке	Острая	Острая или туповатая	Острая	Тупая или туповатая	Острая или туповатая	Острая
Нижняя цветковая чешуя, мм	6—7.2	(5.2) 6—8.5 (10)	7—8.5 (9)	7.5—9	6.5—8.5	(7) 7.5—9
Ости, мм	2—4	(1) 1.5—4 (7)	0—1 (1.7)	0.8—2	0.8—1.3	(0.5) 1—1.7
Пыльники, мм	2—3	0.6—1.2 (1.8)	0.6—1 (1.2)	(1.5) 1.8—2.6	1.3—1.7 (2)	2—3

Эндемичный для гор Камеруна на западе тропической Африки вид. Близок к следующему виду, но хорошо отличается от него морфологически и изолирован географически. Еще более отчетливы отличия *F. rigidiuscula* от *F. schimperiana* и *F. abyssinica* (табл. 1), несмотря на то что два последних вида также обнаружены в горах Камеруна.

F. acamptophylla (St.-Yves) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* St.-Yves, 1927a, l. c.: 75, s. str., excl. hab. «Cameroun». — Lectotypus (Hedberg, 1957 : 37): Kilimanjaro, in der Himosckenchz, 2800 m, 6 X 1893, n° 1206, G. Volkens (B!) (рис. 1, *м—о*).

Эндемик гор Килиманджаро. Географически не обособлен от близких видов *F. abyssinica* и *F. schimperiana*, но хорошо отличается от них жесткими пластинками листьев обычно с 5 проводящими пучками (рис. 1, *м*) и, как правило, более крупными пыльниками (рис. 1, *н*) — очень существенными в таксономическом отношении признаками.

F. hedbergii E. Alexeev nom. et stat. nov. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* var. *supina* Pilg. ex St.-Yves, 1927b, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 9, 90: 1133, in clavi; id. 1929, l. c.: 90; non *F. supina* Schur. — *F. pilgeri* subsp. *supina* (Pilg. ex St.-Yves) Hedb. 1957, Symb. Bot. Upsal. 15, 1 : 37. — Lectotypus (selectus hoc loco): Kilimanjaro, 3700 m, 23 X 1901, n° 1129, C. Uhlig (B!) (рис. 1, *п—с*).

Выбор неотипа этого таксона в работе O. Hedberg (1957) (Kilimanjaro, S. part of saddle between Kibo and Mawenzi, 4400 m, n° 1189, O. Hedberg — UPS!) должен быть отменен в связи с обнаружением одного из двух синтипов, считавшихся в цитированной работе утерянными. Вид *F. hedbergii* сходен с предыдущим видом относительно крупными пыльниками и жесткими пластинками листьев с 5 проводящими пучками, но легко отличается от всех таксонов *F.* aggr. *abyssinica* почти цилиндрическими пластинками листьев с расположенной в виде сплошного чехла (а не отдельных тяжей) склеренхимой (рис. 1, *с*). Последним признаком этот вид сходен с обитающим в горах восточной тропической Африки видом *F. pilgeri* St.-Yves. В связи с этим нам представляется вполне обоснованным предположение Clayton (1970) о том, что «*F. abyssinica* var. *supina*» является результатом гибридизации *F. pilgeri* с одним из таксонов *F.* aggr. *abyssinica*.

F. aggr. *camusiana* St.-Yves (*F. camusiana* St.-Yves, *F. brevipaleata* (St.-Yves) E. Alexeev, *F. chodatiana* (St.-Yves) E. Alexeev).

Близкородственные виды этой группы сходны рыхлыми дерновинами, вневлагалищным возобновлением побегов, анатомическим строением пластинок листьев (рис. 2, *е*, *ж*), широко раскидистыми метелками и волосистой завязью (рис. 2, *в*).

F. brevipaleata (St.-Yves) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. camusiana* subsp. *madecassa* var. *brevipaleata* St.-Yves, 1926, Bull. Soc. Bot. Génève, 18, 1 : 158. — Typus: Madagascar, massif d'Andringitra, bords des laux, 2000 m, n° 14433, H. Perriere de la Bathie (B! non K!). — *F. camusiana* subsp. *madecassa* f. *intermedia* St.-Yves, 1929, l. c. : 116. — Typus: Madagascar, Ambohimitombo forest, 1350—1440 m, 27 XI 1894, n° 215, C. J. Forsyth-Major (B!) (рис. 2, *в—е*).

Эндемичный для гор Мадагаскара вид, встречающийся там вместе с близким к нему видом *F. camusiana* St.-Yves, от которого отличается в меньшей степени замкнутыми влагалищами (до $^{1}/_{4}$, а не до $^{2}/_{3}$—$^{3}/_{4}$ длины), более длинными нижними цветковыми чешуями (9.5—10.5, а 7.5—8.5 мм дл.) и остями (5.5—11, а не 1—3 мм дл.) (рис. 2, *а*, *г*), верхними цветковыми чешуями заметно более короткими, чем нижние (а не более длинными или равными им по длине) (рис. 2, *а*, *г*), более короткими пыльниками (2.2—2.7, а не 3—3.5 мм дл.) (рис. 2, *б*, *д*). Указанных признаков вполне достаточно, чтобы считать *F. camusiana* и *F. brevipaleata* самостоятельными видами, несмотря на отсутствие географической изоляции между ними. Близок к ним, но распространен исключительно в горах континентальной тропической Африки следующий вид.

F. chodatiana (St.-Yves) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. camusiana* subsp. *chodatiana* St.-Yves, 1926, l. c. : 158. — Lectotypus (selectus hoc loco): Kyimbila, n° 1162, Stolz (B!) (рис. 2, *ж—и*).

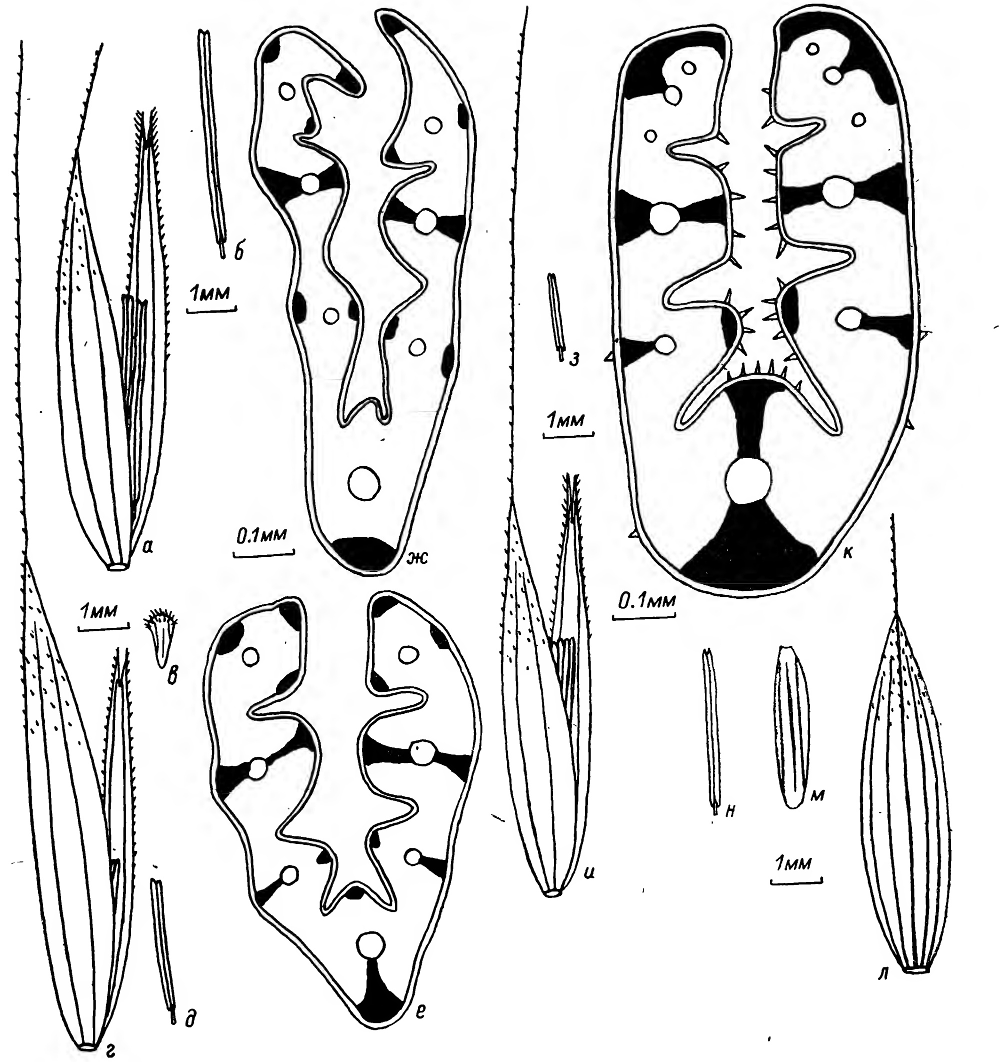


Рис. 2. *Festuca camusiana* (*а*, *б*), *F. brevipaleata* (*в—е*), *F. chodatiana* (*ж—и*), *F. obturbans* (*к—н*). *а*, *г*, *и* — цветки; *б*, *д*, *з*, *н* — тычинки; *в* — завязь; *е*, *ж*, *к* — пластинки листьев на поперечных срезах; *л* — нижняя цветковая чешуя; *м* — зерновка.

От близких двух предыдущих видов отличается более короткими нижними цветковыми чешуями (6.5—7.5 мм дл.) (рис. 2, *и*) и пыльниками (1.2—2 мм дл.) (рис. 2, *з*). По длине верхних цветковых чешуй, почти равных нижним, сходен с *F. camusiana*, а по длине ости (7—10 мм) (рис. 2, *и*) — с *F. brevipaleata*.

F. obturbans St.-Yves, 1927a, l. c.: 83. — Lectotypus (selectus hoc loco): Kilimanjaro, Marangu, Bismark-lügel, 2500 m, 1 I 1913, n° 5294, Grote (B!) (рис. 2, *к—н*).

Внешним обликом, шероховатыми снаружи пластинками листьев и расположением в них склеренхимы, соединяющейся с обеих сторон с наиболее крупными проводящими пучками (рис. 2, *к*), остистыми нижними цветковыми чешуями (рис. 2, *л*), крупными пыльниками (рис. 2, *н*) и рядом других признаков этот вид сходен с обитающей в горах Эфиопии *F. macrophylla* Hochst. ex A. Rich., но отличается почти до основания расщепленными (а не на $^1/_2$—$^2/_3$ замкнутыми) влагалищами и голой (а не волосистой) зерновкой (рис. 2, *м*).

F. aggr. *caprina* Nees (*F. caprina* Nees, *F. macra* (Stapf) E. Alexeev, *F. exaristata* E. Alexeev, *F. claytonii* E. Alexeev).

Виды данной группы сходны плотными дерновинами, шести-восьмиугольными пластинками листьев с расположенными напротив проводящих пучков,

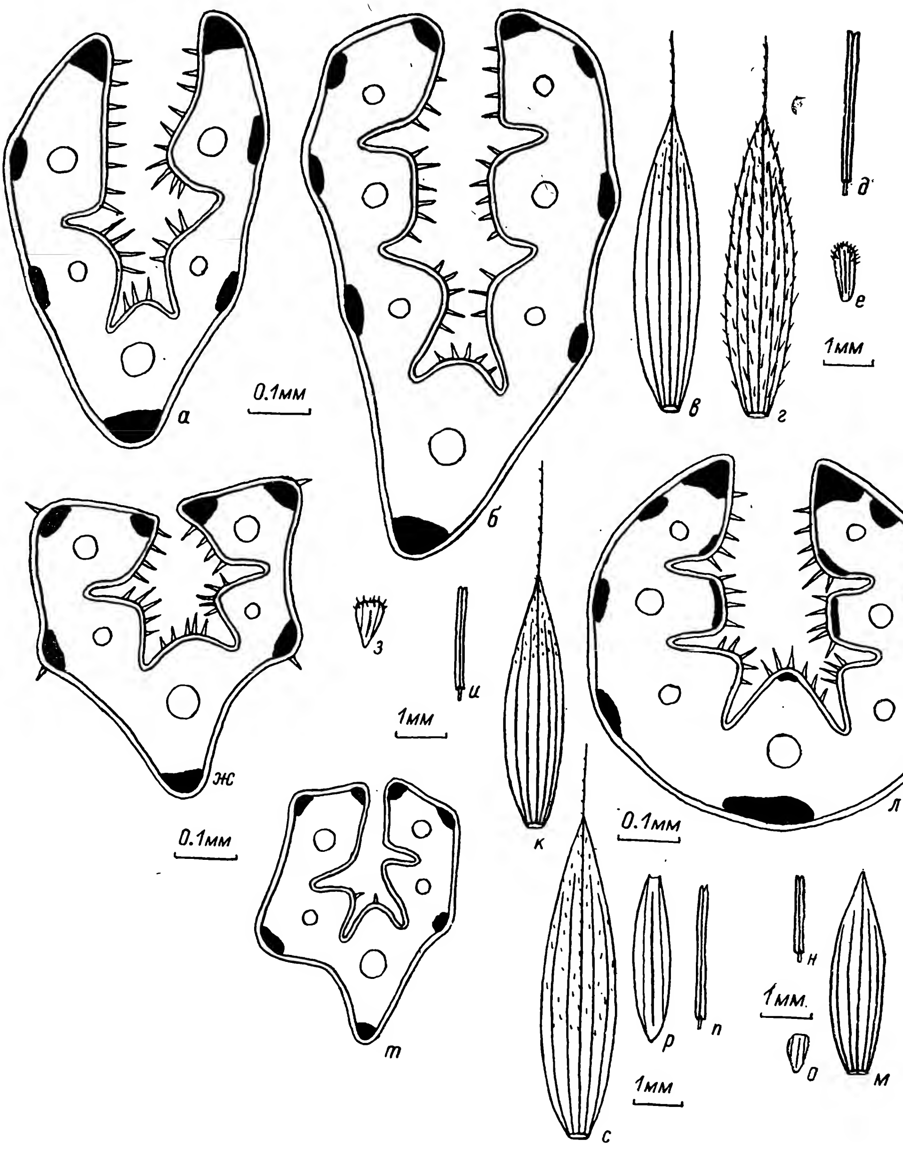


Рис. 3. *Festuca caprina* (*а*—*е*), *F. macra* (*ж*—*к*), *F. exaristata* (*л*—*о*), *F. claytonii* (*п*—*т*).
а, *б*, *ж*, *л*, *т* — пластинки листьев на поперечных срезах; *в*, *г*, *к*, *м*, *с* — нижние цветковые чешуи; *д*, *и*, *н*, *п* — тычинки; *е*, *з*, *о* — завязи; *р* — зерновка.

не соединяющимися с ними тяжами склеренхимы (рис. 3, *а*, *б*, *ж*, *л*, *т*), относительно крупными пыльниками (рис. 3, *д*, *и*, *н*, *п*) и другими признаками. Вместе с многочисленными азиатскими видами являются переходными между почти не обособленными, но часто традиционно выделяемыми в пределах секции *Festuca* группами *F. ovina* L. s. l. (subsect. *Intravaginales* Hack.) и *F. rubra* L. s. l. (subsect. *Extravaginales* Hack.). Различия между видами *F.* aggr. *caprina* отмечены в табл. 2.

F. caprina Nees, 1841, Fl. Afr. Austr. 1 : 443. — Typus: Cape Province, Table mountains, Queenstown Div., Los-Tafelberg, 5000—6000 ft., 1840, Drège (? B; isotypi: K — 2 specim.! LE!). — *F. costata* var. *longiseta* Nees, 1841, l. c.: 447. — Lectotypus (selectus hoc loco): Cape Province, Stockenstown Div., Katberg, 4000—5000 ft., 1840, Drège (K!). — *F. caprina* var. *irrasa* Stapf, 1900, Fl. Cap. 7: 720. — Lectotypus (P. Linder in Fl. South Afr. manuscr.): Cape Province, Grahamstown, Howisons Poort, n° 94, H. G. Flaganan (K!) (рис. 3, *а*—*е*).

ТАБЛИЦА 2

Различия между видами *Festuca* aggr. *caprina*

Признак	*F. caprina*	*F. macra*	*F. exaristata*	*F. claytonii*
Влагалища отмерших листьев	Более или менее распадающиеся на продольные волокна	Не распадающиеся на продольные волокна		
Степень замкнутости влагалищ	Выше середины			$^1/_3$
Пластинки листьев	Зеленые	Более или менее сизые		
Пластинки листьев снаружи	Гладкие или слабошероховатые	Сильно шероховатые	Шероховатые или гладкие	Гладкие
Пластинки листьев внутри	Коротковолосистые или шероховатые	Коротковолосистые		Гладкие, почти голые
Пластинки листьев по средней жилке	Острые, килеватые		Тупые, закругленные	Острые, килеватые
Веточки метелки	Шероховатые		Гладкие	Шероховатые
Нижние цветковые чешуи, мм	5—7 (9)	4.5—5	4—4.2	6—6.5
Ости, мм	(0.5) 1—4	1.5—3.5	0	1—2 (4)
Пыльники, мм	(2) 2.5—4	1.6—2.2	1.5—1.8	2.5—3
Завязь на верхушке	Волосистая		Голая	
Колоски	Фиолетово-зеленые, реже зеленые	Соломенно-фиолетовые	Бледно-зеленые	Темно-фиолетовые

Лектотип и многочисленные синтипы *F. costata* var. *longiseta* в гербариях Кью (K) и Ленинграда (LE) отличаются от типовых экземпляров *F. caprina* лишь в среднем более крупными колосками, что вряд ли существенно. У *F. caprina*, как и у многих других узколистных овсяниц, встречаются формы как с почти голыми, так и волосистыми нижними цветковыми чешуями (var. *irrasa*) (рис. 3, *в*, *г*), не являющиеся, по нашему мнению, обособленными таксонами.

F. macra (Stapf) E. Alexeev comb. et stat. nov. — *F. caprina* var. *macra* Stapf, 1900, l. c.: 720. — Typus: Orange Free State, Witteberge near Harrismith, n° 262, Buchanan (K!) (рис. 3, *ж*—*к*).

Принадлежность этого таксона к самостоятельному виду не вызывает у нас сомнений, поскольку он легко отличается от типичной *F. caprina* многочисленными существенными признаками (см. табл. 2). Помимо типового, мы обнаружили еще один принадлежащий к *F. macra* экземпляр: Basutoland, above the Sani Pass, among stones, 9800 ft., 3 II 1959, n° 483c, M. McCallum Webster (K!). Вероятно, *F. macra* и следующий вид являются эндемиками Драконовых гор и принадлежащих к ним территорий в пределах ЮАР и Лесото, очень своеобразных во флористическом отношении.

F. exaristata E. Alexeev sp. nov. (рис. 3, *л*—*о*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum leves, a basi usque ad $^2/_3$—$^3/_4$ integrae, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae, truncatae, 0.3—0.7 mm lg., ciliolatae. Laminae foliorum glaucae, duriusculae, omnes complicatae, ad nervum medium rotundatae, 0.6—0.9 mm in diam., 5—25 cm lg., apice acutae, 7-nerves, subtus scabrae vel leves, supra 5-costatae, trichomatibus densis usque ad 0.08—0.1 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, 20—35 cm alti, usque ad 1 mm in diam., binodes, nodo superiore occultato vel nudo, in $^1/_6$—$^1/_4$ culmi sito. Paniculae angustae, 6—10 cm lg., ramulis levibus, appressis, plus minusve ramificantibus, usque ad 1—3 cm lg. Spiculae pallide virides, 3-florae, lanceolatae, 5.5—6 mm lg. Glumae coriaceae, marginibus membranaceae, leves, apice acutae, inferiores lanceolato-subulatae, uninerves, 2—2.5 mm lg., superiores lanceolatae, usque ad apicem 3-nerves, 2.7—3 mm lg. Lemmata ecarinata, lanceolata, levia vel apice scabriuscula, 5-nervia, 4—4.2 mm lg., apice integra, inermia. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad medium scabrae. Antherae 1.5—1.8 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi.

Typus: Basutoland (Lesotho), above the Sani Pass, among stones, 9800 ft., 3 II 1959, n° 483b, M. McCallum Webster (K!).

Paratypus: Lesotho, 3028 (Matatiele), Letsing La Letsie slopes, basalt, 12 XI 1977, n° 2713, P. C. V. du Toit (K!).

Очень близкий к *F. caprina* вид, но легко отличающийся от него многочисленными вегетативными и генеративными признаками (см. табл. 2).

F. claytonii E. Alexeev sp. nov. (рис. 3, *n—m*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum levissimae, stramineae, a basi usque ad $^1/_3$ integrae, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae 0.8—1.5 mm lg., eciliatae. Laminae foliorum glaucescentes, flaccidulae, omnes complicatae, ad nervum medium acute carinatae, 0.4—0.5 mm in diam., 7—15 cm lg., apice obtusae vel obtusiusculae, 5-nerves, subtus leves, supra 3-costatae, trichomatibus sparsissimis usque ad 0.02 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, 25—60 cm alti, usque ad 1—1.5 mm in diam., binodes, nodis occultatis, basi approximatis. Paniculae angustae, 5—12 cm lg., 6—13-spiculatae, ramulis scabris, appressis, inferioribus ramificantibus, usque ad 3 cm lg. Spiculae atroviolaceae, 3—4-florae, lanceolatae, 7—8 mm lg. Glumae coriaceae, marginibus membranaceae, apice scabriusculae, acutae, inferiores anguste lanceolatae, uninerves, 2.5—3.5 mm lg., superiores lanceolatae, usque ad $^2/_3$—$^3/_4$ 3-nerves, 3.4—4.7 mm lg. Lemmata ecarinata, lanceolata, usque ad $^3/_4$ scabra, 5-nervia, 6—6.5 mm lg., apice integra, in aristam 1—2 (4) mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad basin scabrae. Antherae 2.5—3 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde, excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Kenya, mt. Elgon, grassland, locally abundant grass in a swamp, 12 700 ft., 16 XII 1938, n° 2727, A. S. Thomas (K, cum isotypo!).

Paratypus: Kenya, mt. Elgon, Trans Nzoia distr., poor grassland with rocks and sand, at the top of the highest peaks of the Elgon, 13 300 ft., 21 XII 1967, n° 312, O. M. Mwangangi (K!).

Вид, совершенно изолированный географически от сходных видов *F.* aggr. *caprina*, не являющийся близким к другим обитающим в высокогорьях тропической Африки узколистным овсяницам.

ЛИТЕРАТУРА

Clayton W. D. Flora of Tropical East Africa. *Gramineae* (Part 1). Naibori, Dar es Salam, Entebre etc., 1970, p. 56—63. — *Hedberg O.* Afroalpine vascular plants. — Symb. Bot. Upsal., 1957, vol. 15, N 1, p. 5—411. — *Nees von Esenbeck C. G.* Florae Africae Australioris illustrationes Monographicae. 1. *Gramineae*. Glogaviae. 1841, XX, 4901 p. — *Richard A.* Tentamen florae Abyssinicae. Vol. 2. Parisiis, 1851. 518 p. — *Saint-Yves A.* Tentamen. Claves analyticae *Festucarum* veteris orbis (Subgen. *Eu-Festucarum*) ad subspecies, multas varietates et nonnulas subvarietates usgue ducentes.— Rev. Bretonne Bot., 1927a, t. 2, p. 1—124.— *Saint-Yves A. Festuca.* — In: *Fries R. E.*, *Fries T. C. E.* Beiträge zur Kenntnis der Flora des Kenia, Mt. Aberdare und Mt. Elgon. IX. — Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 1927b, Bd 9, N 90, S. 1130—1134. — *Saint-Yves A.* Contribution à l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Afrique australe et da l'Océanie. — Candollea, 1929, t. 4, p. 65—129. — *Stapf O. Gramineae.* — In: *Thiselton-Dyer W. T.* Flora Capensis. Vol. 7. London, 1900, p. 310—750, 760—765.

Московский государственный университет.

Получено 20 XI 1985.

УДК 582.823 : (597)
Бот. журн., т. 71, № 8

Нгуен Хыу Хьен, Г. П. Яковлев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДОВ *ADINANDRA* И *ANNESLEA* (*THEACEAE*) ИЗ ВЬЕТНАМА

NGUYEN HUU HIEN, G. P. YAKOVLEV. SOME NEW TAXA OF THE GENERA *ADINANDRA* AND *ANNESLEA* (*THEACEAE*) FROM VIETNAM

Описаны новые таксоны родов *Adinandra* и *Anneslea* из Вьетнама.

Изучение материалов национальных вьетнамских гербариев и коллекций, собранных совместными Советско-Вьетнамскими экспедициями, позволило выявить несколько новых для науки таксонов сем. *Theaceae*. Их описание предлагается. При работе использованы монографии С. Kobuski (1947, 1952) по родам *Adinandra* и *Anneslea* и ряд сводок по флорам сопредельных с Вьетнамом стран. Работа проводилась в плане подготовки «Флоры СРВ».

Adinandra lienii[1] **Hien et Yakovl. sp. nov.** — Arbuscula parvula, ramis griseolo-fuscis, initio squarrose fuscidulo-pilosis, dein cito glabrescentibus. Folia solida, elliptica, rarius anguste elliptica, 14—20 cm longa, 5—8.5 cm lata, apice acuminato-attenuata, basi oblique truncata vel etiam oblique subcordata, supra glabra, subtus pilosa, margine saepe denticulata, dentibus apice cartilagineis, pilis cinctis; nervis secundariis (18) 20—26, a nervo principali sub angulo ca 70° abeuntibus, subtus elevatis, petiolis brevibus ca 3 mm longis incrassatis. Flores axillares, singuli, magni, pedicellis crassis pilosis, inferne subinflexis, 1.2—1.5 cm longis; bracteolis 2 oppositis coriaceis pilosis sub calyce sitis, plus minusve aequilongis late ovatis basi subcordatis ca 9 mm longis, 10 mm latis; calycis laciniae coriaceae, extus velutinae, intus glabrae, late obovatae vel suborbiculares, exteriores ad 1.3—1.5 cm longae et latae vel latiores; petala extus dense pilosa, intus glabra, apice acutata. Stamina basi petalorum adnata, antheris ca 4 mm longis, ab uno latere longe pilosis. Ovarium dense pilosum, ca 5 mm longum, subglobosum, quinqueloculare. Stylus brevis, glaber. Fructus ignotus.

Typus: Viet Nam, prov. Ha Tuyen, Bac Quang, Viet Vinh, 5 IV 1977, N. V. Lien, 9 D 5 (HNF).

Affinitas. Species valde propria; foliorum magnitudine *Adinandram megaphyllam* in mentem revocat, sed pedicellis 1.2—1.5 (nec ca 3) cm longis, bracteolis oppositis (nec alternis) et floribus majoribus differt. Species nostra ut videtur *Adinandrae cordifoliae* e Sarawak (Borneo) affinis est, cui foliis basi asymmetricis assimilat, sed ab ea folii margine, pedicello breviore (5 mm longo) necnon bracteolis minoribus differt.

Небольшое деревцо, ветви серовато-бурые, вначале буроватые, оттопыренно опушенные, затем быстро оголяющиеся. Листья плотные, эллиптические, реже узкоэллиптические, 14—20 см дл., 5—8.5 см шир., заостренно-оттянутые на верхушке, при основании косо усеченные или даже косо почти сердцевидные, сверху голые, снизу опушенные, по краю часто мелкозубчатые, с хрящеватыми окончаниями зубцов, окруженными волосками, жилок второго порядка (18) 20—26, расходящихся от главной под углом около 70°, снизу выступающих; черешки короткие, около 3 мм дл., утолщенные. Цветки пазушные, одиночные, крупные; цветоножки толстые, опушенные, несколько книзу изогнутые, 1.2—1.5 см дл.; прицветничков 2, супротивных, кожистых, опушенных, расположенных непосредственно под чашечкой, более или менее равных друг другу, по форме широкояйцевидных, несколько сердцевидных при основании, около 9 мм дл. и 10 мм шир.; доли чашечки кожистые, снаружи бархатисто опушенные, внутри голые, широко-обратнояйцевидные или почти округлые, наружные доли до 1.3—1.5 см дл. и такой же или несколько большей ширины; лепестки снаружи густоопушенные, внутри голые, заостренные на верхушке; тычинки, приросшие к основанию лепестков, пыльники около 4 мм дл., длинноопушенные с одной стороны; завязь густоопушенная, около 5 мм дл., почти шаровидная, 5-гнездная, столбик короткий, голый. Плод неизвестен.

---

[1] Species collectori N. V. Lien dedicatur.

Тип: Viet Nam, prov. Ha Tuyen, Bac Quang, Viet Vinh, 5 IV 1977, N. V. Lien, 9 D 5 (HNF).

Родство. Очень своеобразный вид. По величине листьев он напоминает *Adinandra megaphylla*, но резко отличается длиной цветоножек (1.2—1.5, а не около 3 см), супротивными (а не очередными) прицветничками и более крупными цветками. Возможно, наш вид родствен *Adinandra cordifolia* из Sarawak (Borneo), у которого также асимметричное основание, но у последнего иной край листа, очень короткая цветоножка (5 мм дл.) и прицветнички меньших размеров.

Adinandra grandifolia Hien et Yakovl. sp. nov. — Arbor?, ramis griseolo-fuscis, juvenilibus appresse pilosis, dein sensim glabrescentibus. Folia solida, anguste elliptica, 23—25 cm longa (probabiliter longiora), 6.5—8 cm lata, apice longe acuminata, basi cuneata vel late cuneata, interdum subobliqua, margine vix denticulata, supra glabra, subtus sparse appresse pilosa, petiolo brevissimo incrassato ca 3 mm longo, nervatione pinnatim dictyodroma, indistincte brochidodroma, nervis secundariis 30 et pluribus. Flores axillares, singuli, magni, pedicellis crassis pilosis inferne inflexis ca 1 cm longis et brevioribus. Calycis laciniae exteriores suborbiculares, extus pilosae, intus glabrae, ca 1.8 cm latae et aeque fere longae, solidae, coriaceae; petala late ovata, extus pilosa; filamenta pilosa, basi corollae adnata, antheris dense pilosis ad 3 mm longis. Ovarium subglobosum, ca 7 mm in diam. (in alabastro), densissime longe pilosum (subvillosum); stylus pilosus (?). Fructus ignotus.

Typus: Viet Nam, prov. Gialai-Kontum, An Khe, Kon Ha Nung, So-NgLan, 24 IV 1978, N. T. Nhan, n° 357 (HN).

Affinitas. Species nostra, ut *Adinandra lienii* hic descripta a speciebus congeneribus bene distinguitur; *A. megaphyllae* similis est, a qua tamen foliis majoribus subintergerrimis, floribus majoribus necnon pedicellis sat brevibus (ca 1, nec ad 3 cm longis) differt.

Дерево?, ветви серовато-бурые, молодые прижато опушенные, позднее постепенно оголяющиеся. Листья плотные, узкоэллиптические, 23—25 см (возможно и более) дл., 6.5—8 см шир., длинно заостренные на верхушке, при основании клиновидные или ширококлиновидные, иногда несколько косоватые, по краю очень неясно мелкозубчатые, сверху голые, снизу редко прижато опушенные, на очень коротком утолщенном, около 3 мм дл. черешке; жилкование перисто-сетчатое, неяснопетлевидное, жилок вторичного порядка не менее 30. Цветки пазушные, одиночные, крупные; цветоножки толстые, опушенные, книзу изогнутые, около 1 см дл. или меньше; наружные доли чашечки почти округлые, снаружи опушенные, изнутри голые, около 1.8 см шир. и почти такой же длины, плотные, кожистые; лепестки широкояйцевидные, снаружи волосистые; нити тычинок густоволосистые, до 3 мм дл.; завязь почти шаровидная, около 7 мм в диам. (бутон), очень густо длинно почти мохнато-волосистая; столбик волосистый (?). Плод неизвестен.

Родство. Как и другой здесь описанный вид, *Adinandra lienii* резко отличается от других видов рода. Ближе всего к *A. megaphylla*, но отличается более крупными листьями, которые к тому же почти цельнокрайные, более крупными цветками, сидящими на относительно коротких цветоножках (около 1, а не до 3 см).

Adinandra milletii var. *dalatensis* Hien et Yakovl. — A varietatibus speciei (s. l.) ceteris foliis majoribus, ad 12 cm longis et 4.7 cm latis necnon pedicellis ad 3 cm longis distinguitur.

Typus: Viet Nam, prov. Lam Dong, Dalat, thac Camly, 3 m, LX—VN,[2] n° 1460 (LE).

От других разновидностей этого вида (s. l.) отличается более крупными листьями до 12 см дл. и 4.7 см шир. и цветоножками, достигающими иногда 3 см дл.

---

[2] Условный индекс, обозначающий совместные сборы Советско-Вьетнамских экспедиций.

Annеslia paradoxa Hien et Yakovl. sp. nov. — Arbor, ramis fuscidulis glabris. Folia subverticillata, solida, anguste oblongo-obovata, 18—20 cm longa, 4.8—5.5 cm lata, apice rotundata, in acumen triangulare subattenuatum desinentia, basi anguste cuneata, utrinque subglabra, margine integerrima vel vix dentata, nervis, supra tantum vix conspicuis, petiolis, 1.7—2.2 cm longis. Flores axillares singuli, ca 1.7 cm longi, 0.7—0.8 cm in diam. Ovarium inferum glabrum, stylo glabro. Stamina glabra. Pedicellus brevissimus, quam ob rem flos sessilis videtur, bracteolis deciduis. Fructus ignotus.

Typus: Viet Nam, prov. Nghe Tinh, Qui Chau, Bu Kep, 19 IV 1963, Luong van Thuan, E 13 (HNF).

Affinitas. Ab *Anneslea donnaiensi* foliis majoribus necnon pedicellis brevissimis differt.

Дерево, ветви буроватые, голые. Листья почти мутовчатые, плотные, продолговато-узкообратнояйцевидные, 18—20 см дл., 4.8—5.5 см шир., на верхушке округлые, но заканчивающиеся треугольным несколько оттянутым остроконечием, при основании узкоклиновидные, снизу и сверху почти голые, по краю цельнокрайные или очень неясно зубчатые, с жилкованием слабо заметным лишь на верхней стороне пластинки, на черешках 1.7—2.2 см дл. Цветки пазушные, одиночные, около 1.7 см дл., 0.7—0.8 см в диам.; завязь нижняя, голая, столбик голый, тычинки неопушенные; цветоножка очень короткая, так что цветок кажется сидячим, прицветнички опадающие. Плод неизвестен.

Родство. От *Anneslea donnaiensis* отличается крупными листьями и очень короткими цветоножками.

ЛИТЕРАТУРА

Kobuski C. Studies in the *Theaceae*. XV. A review of the genus *Adinandra*. — J. Arnold Arbor., 1947, N 28, p. 1—98. — *Kobuski C.* Studies in the *Theaceae*. XXV. The genus *Anneslea*. — J. Arnold Arbor., 1952, N 33, p. 79—90.

Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Получено 16 XII 1985.

УДК 582.973 : (510)

Бот. журн., т. 71, № 8

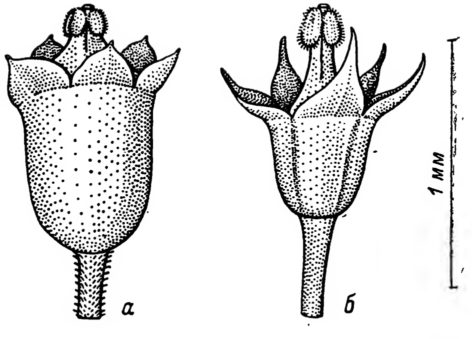
М. Л. Самутина

НОВЫЙ ВИД РОДА *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*) ИЗ КИТАЯ

M. L. SAMUTINA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SAMBUCUS* (*CAPRIFOLIACEAE*) FROM CHINA

Описан новый вид *Sambucus henriana* из Китая (пров. Юньнань).

При просмотре коллекций по роду *Sambucus* L. (*Caprifoliaceae*) из Китая, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), мы обнаружили новый вид этого рода — *S. henriana* Samut. Он принадлежит к секции *Scyphidanthe* (Miq.) Fritsch, объединяющей виды с раздельнополыми цветками (мужские цветки с нормально развитым околоцветником и редуцированным рыльцем; женские цветки полностью лишены венчика и тычинок — см. рисунок), экстрафлоральными нектарниками, расположенными в соцветии, облиственным в нижней части сложным метелковидным соцветием, а также специфической жизненной формой, которую можно охарактеризовать как промежуточную между многолетним травянистым растением и кустарником с очень слабым одревеснением побегов в нижней части.



Женские цветки *Sambucus henriana* (*а*) и *S. javanica* (*б*).

Кроме описываемого нами вида, к этой секции относятся широко распространенный в Юго-Восточной Азии *S. javanica* Reinw. ex Blume, приуроченный к Филиппинам и о. Тайвань *S. formosana* Nakai и обитающий в Индии *S. hookeri* Rehd. *S. henriana* наиболее близок к *S. javanica*, однако он отличается от последнего целым рядом четких морфологических признаков, которые мы приводим ниже в таблице.

Sambucus henriana Samut. sp. nov. — Frutex vel planta perennis. Caules pallide virides, modice sulcati, pilis brevibus flavescentibus 0.1 mm lg. vestiti. Folia 5—9-foliolata, atrovirentia, subtus nervis prominentibus, pilis brevissimis mollibus praecipue secundum nervos tecta, petiolis 3—5 cm lg. Stipulae foliaceae, irregulares, paliformes vel glanduliformes, 0.2—0.4 cm lg. Foliola 7—14 cm lg., 2.5—4 cm lt., apicale lanceolatum, lateralia oblonga vel oblongo-elliptica, basi inaequilateralia, late cuneata, apice in cuspidem longiusculam ad 2 cm lg. abeuntia, margine dentibus appressis minutis 1—2 (3) mm lg., infima petiolulis 2—4 mm lg., suprema petiolulis brevioribus, sessilia vel cum rachide et foliolo apicali coalescentia. Inflorescentia 12—24 cm in diam., ramis lateralibus paniculas paucas magnitudine varias ferentibus, internodio inter paribus ramorum lateralium primam et secundam non abbreviato 3.5—7 cm lg. Inflorescentiae ramuli omnes pilis flavescentibus mollibus 0.05—0.25 mm lg. dense tecti. Flores pedicellis brevibus ad 1 mm lg. Flores feminei calicis cylindricis tubo 0.5—1 mm lg. et dentibus sursum vergentibus 0.2—0.3 mm alt., stylo brevi crasso 0.4—0.6 mm alt. Flores masculi corollae rotatae tubo 0.7 mm lg., petalis apice rotundatis 1.2—1.5 mm lg., 0.7—0.8 mm lt., staminibus petalis multo superantibus 1.7—2 mm lg. Nectaria extrafloralia 1.5—1.7 mm in diam., 1.8—2 mm alt. Fructi rubri (e collectore).

Typus: China, Yunnan, A. Henry, 10 772.

Affinitas. A specie proxima *S. javanica* inflorescentia dense pubescenti, pedicellis brevioribus, floribus femineis tubo calycis longiore dentibus brevioribus sursum vergentibus stylo breviore et crassiore, floribus masculis petalis apice rotundatis staminibus petalis multo superantibus, nectariis minoribus, foliolis lateralibus oblongis margine minute dentatis differt.

Habitat in China (prov. Yunnan).

Кустарник или многолетнее травянистое растение. Стебли бледно-зеленого цвета, неглубокобороздчатые, покрытые короткими желтоватыми волосками 0.1 мм дл. Листья 5—9-листочковые, темно-зеленые, снизу с выступающими жилками, преимущественно вдоль жилок опушенные очень короткими мягкими волосками, с черешками 3—5 см дл. Прилистники листовидные, неправильной формы, лопатовидные или железковидные, 0.2—0.4 см дл. Листочки 7—14 см дл., 2.5—4 см шир., верхний ланцетовидный, боковые продолговатые или продолговато-эллиптические, в основании неравнобокие, ширококлиновидные, на верхушке с довольно длинным остроконечием до 2 см дл., по краю с мелкими прижатыми зубцами 1—2 (3) мм дл., нижние на черешочках 2—4 мм дл., верхние на более коротких черешочках, сидячие или срастающиеся с рахисом и верхним листочком. Соцветие 12—24 см в диам., с боковыми ветвями, несущими несколько метелок различной величины. Междоузлие между первой и второй парами боковых ветвей соцветия неукороченное, 3.5—7 см дл. Все веточки соцветия густо покрыты мягкими желтоватыми волосками 0.05—0.25 мм дл. Цветки на коротких, до 1 мм дл. цветоножках. Женские цветки с трубкой цилиндрической чашечки 0.5—1 мм дл. и вверх направленными зубцами 0.2—0.3 мм выс., с коротким и толстым столбиком 0.4—0.6 мм выс. Мужские цветки с трубкой колесовидного венчика 0.7 мм дл., закругленными на конце лепестками 1.2—1.5 мм дл., 0.7—0.8 мм шир., с тычинками, значительно

	S. javanica	*S. henriana*
Листочки		
Форма	Ланцетовидные, продолговато-эллиптические	Продолговатые
Опушение	Из коротких волосков, равномерно распределенных по всей поверхности пластинки	Из коротких волосков, довольно густо расположенных вдоль жилок
Длина зубцов, мм	2—5	1—2 (3)
Соцветие		
Веточки соцветия	Голые	Густо опушенные короткими мягкими волосками
Междоузлие между I и II парой боковых ветвей	Как правило, укороченное	Неукороченное, 3.5—7 см дл.
Длина цветоножек, мм	До 3	До 1
Нектарники	2.3—2.5 мм в диам., 3.5—4 мм выс.	1.5—1.7 мм в диам., 1.8—2 мм выс.
Женский цветок		
Длина трубки чашечки, мм	0.4—0.5	0.5—1
Зубцы чашечки	Отогнутые, 0.4—0.6 мм дл.	Вверх направленные, 0.2—0.3 мм дл.
Столбик	Тонкий, 0.6—0.8 мм выс.	Толстый, 0.4—0.6 мм выс.
Мужской цветок		
Форма лепестков	Заостренные на конце	Закругленные на конце
Тычинки	Короче или равны лепесткам, 0.8—0.9 мм дл.	Длиннее лепестков, 1.7—1.8 мм дл.

превышающими лепестки, 1.7—2 мм дл. Экстрафлоральные нектарники 1.5—1.7 мм в диам., 1.8—2 мм выс. Плоды красные (согласно указанию коллектора).

Тип: China, Yunnan, A. Henry, 10 772.

Паратипы: China, Yunnan, A. Henry, 12 809; China, Yunnan, A. Henry, 9924; China, prov. Yunnan, 1904—1910, E. Maire.

Родство. От наиболее близкого вида *S. javanica* этот вид отличается густо опушенным соцветием, более короткими цветоножками, женскими цветками с более длинной трубкой и короткими, вверх направленными зубцами чашечки, более коротким и толстым столбиком, мужскими цветками с закругленными на конце лепестками и тычинками, превышающими лепестки, более мелкими нектарниками, продолговатыми, по краю мелкозубчатыми боковыми листочками. Обитает в Китае (провинция Юньнань).

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 I 1986.

УДК 582.381.2

Бот. журн., т. 71, № 8

Н. А. Миняев, Ю. А. Иваненко

О *DIPHASIASTRUM MONTELLII* (*LYCOPODIACEAE*)

N. A. MINIAEV, Yu. A. IVANENKO. ON *DIPHASIASTRUM MONTELLII* (*LYCOPODIACEAE*)

В последнее время многие систематики указывали на произрастание *Diphasiastrum tristachyum* (=*Lycopodium tristachyum*) в северных и арктических районах европейской части СССР. На основании сравнительно-морфологического изучения трех представителей рода

Diphasiastrum подтверждается мнение о наличии в этих районах особой, отличающейся от *D. tristachyum* расы. Для этой расы, рассматриваемой нами в ранге вида, предлагается соответствующая комбинация — *Diphasiastrum montellii.*

Разделяя точку зрения J. Holub (1975a) на *Diphasiastrum* Holub как на самостоятельный, естественный род в пределах сем. *Lycopodiaceae* Beauv. ex Mirb., мы ставим своей целью обсудить вопрос о таксономическом ранге северной расы циркумбореального вида *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub.

Впервые обратил внимание на морфологическое своеобразие северных популяций *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. (=*Diphasiastrum complanatum*) финский систематик I. Kukkonen (1967), который предложил рассматривать северную расу *Diphasium complanatum* в качестве особой разновидности — *D. complanatum* subsp. *complanatum* var. *montellii* Kukk. и дал ее латинский диагноз: «Planta humilis, altitudine 4—13 cm; ramis densis et aequae altitudinis; angulus inter ramos parvus; nullus truncus praecipuus. Pedunculi breves; spicae plerumque singulares, multae in surculo aërio, parvae. Rhizoma super terram».

К сожалению, данное название оказалось nomen invalidum, поскольку в тексте статьи не содержалось указание на тип описанного таксона. Позднее Kukkonen (1970) опубликовал заметку, в которой описанная ранее разновидность была принята им в ранге подвида — *D. complanatum* subsp. *montellii* Kukk. — и был указан голотип.

В 1967 г. Kukkonen отмечает, что по ряду признаков экземпляры *D. complanatum* var. *montellii* внешне похожи на образцы *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (A. Br.) Kukk. (=*Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub). Указанное сходство двух таксонов, согласно этому автору (Kukkonen, 1970), являлось источником неоднократных ошибок, среди которых он упоминает указание О. И. Кузеневой на произрастание *Lycopodium tristachyum* Pursh (=*Diphasiastrum tristachyum*) на Кольском п-ове (Кузенева, 1953). Говоря о географическом распространении северной расы *D. complanatum*, Kukkonen (1967) упоминает о просмотренных им гербарных образцах из северной Финляндии, Швеции, Норвегии, Кольского п-ова (СССР) и из Северной Америки от Аляски до западного берега Гренландии. Пять лет спустя, работая над картой распространения *D. complanatum* subsp. *montellii* для 1-го тома «Atlas Florae Europaeae», J. Jalas и J. Suominen (1972) указали на наличие этого подвида не только на Кольском п-ове, но и на северо-востоке европейской части СССР, причем Kukkonen (Hämet-Ahti, Kukkonen, 1984) согласился с этим уточнением. Jalas и Suominen (1972) отмечают, что именно образцы *D. complanatum* subsp. *montellii* из этого региона были ошибочно указаны E. Hultén (1958) как экземпляры *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus*. В 1984 г. появилась статья L. Hämet-Ahti и Kukkonen, в которой последний автор предложил новые комбинации с родовым названием *Diphasiastrum* Holub: *D. complanatum* (L.) Holub subsp. *chamaecyparissus* (A. Br. ex Mutel) Kukk. и *D. complanatum* subsp. *montellii* (Kukk.) Kukk.

Доказывая таксономическую самостоятельность *D. complanatum* subsp. *montellii*, Kukkonen (Kukkonen, 1967, 1970; Hämet-Ahti, Kukkonen, 1984) успешно использует морфолого-географический метод. При этом Kukkonen (1970 : 142) следующим образом обосновывает подвидовой ранг описываемого таксона: «Главным основанием для придания образцам из северной Скандинавии ранга подвида является то, что их отношение к subsp. *complanatum* во многом сходно с отношением (situation) между subsp. *complanatum* и subsp. *chamaecyparissus*. Subsp. *montellii* частично симпатричен с subsp. *complanatum* и связан с последним переходными формами».

Разделяя точку зрения таких исследователей рода *Lycopodium* L. s. l., как W. Rothmaler (1944), J. Wilce (1965), Holub (1975a, b), мы рассматриваем *Diphasiastrum tristachyum* в качестве хорошего самостоятельного вида, поэтому аналогия во взаимоотношениях между *D. complanatum* и *D. tristachyum*, с одной стороны, и между *D. complanatum* и его северной расой — с другой, не может считаться убедительным доводом в пользу подвидового ранга последней.

Для выяснения вопроса о таксономическом ранге северной расы *D. complanatum* был критически просмотрен материал гербариев Ленинграда (LE, Сравнительно-морфологическая характеристика спорофитов трех видов рода *Diphasiastrum*

Признак	*D. tristachyum*	*D. complanatum*	*D. montellii*
Углубление стелющегося побега	Стелющиеся побеги (корневища) глубоко подземные, обычно погруженные в почву не менее чем на 5 см	Стелющиеся побеги надземные или неглубоко (1—3 см) подземные (редко на песчаных почвах до 4—5 см!)	Стелющиеся побеги обычно надземные или местами слегка углубленные в подстилку
Форма прямостоящего побега	Боковые веточки собраны в более или менее плотные пучки. На гербарном материале хорошо заметно, что односезонные приросты боковых веточек равны по длине и образуют как бы зону пролиферации	Раскидистые боковые веточки расположены in vivo в виде расширяющихся конусов. В гербарии боковые веточки веерообразно распростерты, особенно у экземпляров из тенистых и влажных местообитаний	Боковые веточки собраны в довольно плотные пучки
Высота надземного прямостоящего побега со стробилом, см	8.0—14.8—22.5	9.5—19.5—29.1	4.0—7.1—10.0
Ширина боковых веточек, мм	1.2—1.6—2.0	1.8—2.6—3.3 (4.0)	1.3—1.9—2.3
Число узлов в одном сезонном приросте боковой веточки	4.0—8.2—13.0	5.0—7.2—12.0	5.0—5.5—6.0
Максимальная длина междоузлия, мм	2.0—2.6—3.5	2.3—3.4—4.5	2.0—2.2—2.5
Ширина дорсального листа, мм	0.4—0.6—0.8	0.5—0.7—0.9	0.5—0.55—0.6
Ширина латерального листа, мм	0.5—0.6—0.8	0.7—0.9—1.4	0.6—0.8—1.0
Форма дорсального листа	Дорсальный лист ланцетовидный или продолговато-эллиптический, острый, с низбегающим основанием	Дорсальный лист продолговато-обратнояйцевидный, внезапно заостренный, с длинным низбегающим основанием	Дорсальный лист обратнояйцевидный, внезапно заостренный, низбегающий
Число стробилов на одной ножке	2.0—3.8—8.0	1.0—2.3—4.0	1.0—1.5—2.0
Максимальная длина ножки, см	1.6—5.8—10.5	1.3—4.4—8.7	1.0—2.0—3.0 (иногда стробил сидячий)
Максимальная длина стробила, см	1.0—1.7—2.8	0.9—1.9—3.7	0.7—1.0—1.1

LECB), Сыктывкара (SYKO), Петрозаводска (Петрозаводский университет, Институт биологии Карельского филиала АН СССР), Кировска (Полярно-Альпийский ботанический сад Кольского филиала АН СССР), а также наши собственные сборы и образцы, собранные по нашей просьбе. Под руководством Н. С. Ростовой мы провели статистическую обработку данных измерения 220 гербарных образцов. Некоторые результаты сравнительно-морфологического изучения трех родственных видов — *D. tristachyum*, *D. complanatum*, *D. montellii* — приведены в таблице. Следует отметить, что данные об изменчивости признаков *D. complanatum* не вполне соответствуют пределам изменчивости этого вида, ибо для анализа были использованы лишь экземпляры, диагностические признаки которых в основном отвечали общепризнанному описанию *D. complanatum*.

Обсуждая проблему родственных связей *Diphasium complanatum* var. *montellii* (=*Diphasiastrum montellii*), Kukkonen (1967) предположил, что эта разновидность могла произойти от некоторых гибридных форм между подвидами

D. complanatum subsp. *complanatum* и *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* (=*D. tristachyum*). В пользу этого предположения свидетельствуют в определенной мере промежуточная морфология *Diphasiastrum montellii*, а также несколько повышенное содержание у него недоразвитых спор. Holub (1975b) предложил рассматривать данный таксон как субарктическую расу *D. zeileri* (Rouy) Holub (=*D. complanatum*×*D. tristachyum*), но не высказал мнения о ее таксономическом ранге. Позднее С. К. Черепанов (1981) прямо отождествил *D. complanatum* subsp. *montellii* и *D. zeileri*.

Несколько повышенный процент недоразвитых спор у *D. montellii*, очевидно, объясняется экстремальными условиями существования. Внимательное рассмотрение черт, сближающих *D. montellii* с *D. zeileri* и с *D. tristachyum*, привело нас к убеждению, что морфологическое сходство *D. montellii* с названными таксонами чисто внешнее.

Для *D. complanatum* характерно наличие географической изменчивости с юга на север, выражающейся в уменьшении ширины листьев и веточек, длины междоузлия, угла между дихотомирующими веточками, что приводит к образованию более компактных кустиков, а также уменьшении общей высоты кустиков, длины ножек и стробилов, числа стробилов на одной ножке, более поверхностном залегании стелющегося стебля и т. д. Крайний предел изменчивости *D. complanatum* и представляет сформировавшаяся северная раса — *D. montellii*. Все признаки, по которым эта раса внешне напоминает *D. zeileri* или *D. tristachyum* (более или менее пучковатые прямостоящие побеги, узкие веточки, короткие междоузлия), сформировались у нее независимо, в связи с высокоширотными условиями существования. В то же время для *D. montellii* характерны надземные или почти надземные стелющиеся стебли и отсутствие терминальной ножки со стробилами, что резко отличает этот таксон от *D. zeileri* и особенно от *D. tristachyum*. Напротив, поверхностное расположение стелющихся побегов, обратнояйцевидная форма дорсального листа, отсутствие терминальной ножки со стробилами, наличие сравнительно небольшого числа стробилов, расположенных на одной ножке, сближает *D. montellii* с *D. complanatum*.

Ареалы *D. montellii* и *D. tristachyum* практически не совпадают. В «Atlas Florae Europaeae» (Jalas, Suominen, 1972) самые северные местонахождения *D. complanatum* subsp. *chamaecyparissus* указаны для южной Финляндии. В Гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада мы обнаружили один гербарный лист с несколькими экземплярами *D. tristachyum*, собранными в Терском р-не Мурманской обл.: «Кашкаранцы, сосновый лес беломошник в 3 км на север от поселка, 15 VIII 1957, О. И. Кузенева и А. Д. Дряхлова». Эти экземпляры были собраны в изолированном местонахождении, примерно на 4°35′ севернее северо-восточной части ареала вида на европейской территории СССР. Все прочие гербарные образцы из Полярно-Альпийского ботанического сада, определенные как *D. tristachyum*, являются, по нашему мнению, модифицированными экземплярами *D. complanatum* или относятся к *D. montellii*. Не обнаружили мы образцов *D. tristachyum* и в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР. Все экземпляры из этого Гербария, определенные как *D. tristachyum*, оказались при внимательном рассмотрении относящимися или к *D. montellii*, или к модифицированным образцам *D. complanatum*, имеющим внешнее сходство с *D. tristachyum*, или к многоколосковой разновидности *D. complanatum*, о которой упоминает Kukkonen (1967), — *Diphasium complanatum* subsp. *complanatum* var. *polystachyum* Lindberg emend. Kukk. Поэтому указание в 1-м томе «Флоры северо-востока европейской части СССР» (Толмачев и др., 1974) на произрастание *D. tristachyum* в Архангельской обл. и Коми АССР является, на наш взгляд, ошибочным.

В настоящее время, не имея достаточно материала для решения вопроса о природе *D. zeileri* (гибрид или вид гибридного происхождения), мы условно принимаем точку зрения Holub (1975a, b) и рассматриваем данный таксон как самостоятельный вид. Вопрос о распространении *D. zeileri* в европейской части СССР остается открытым. Описание ареала *D. zeileri* затрудняется отсутствием надежных отличительных признаков его от экологических форм *D. complanatum*, растущих в беломошных и беломошно-зеленомошных сосняках. В результате исследования доступного нам гербарного материала мы склоняемся к выводу, что типичные образцы *D. zeileri* изредка встречаются в европейской части СССР только в местах перекрывания современных ареалов *D. complanatum* и *D. tristachyum*, например в Ленинградской и Псковской областях. Следует подчеркнуть, что мы не согласны с точкой зрения Holub (1975b), отождествляющего многоколосковую разновидность *D. complanatum* var. *polystachyum* с *D. zeileri*. Эта разновидность представлена обычно отдельными растениями, вкрапленными в типичные клоны *D. complanatum*, и, возможно, имеет тератогенную природу.

Таким образом, *D. montellii*, с одной стороны, *D. zeileri* и *D. tristachyum*, с другой, аллопатричны и не являются близкородственными. В то же время *D. montellii* и *D. complanatum*, несомненно, связаны филогенетически и ряд признаков говорит о близком родстве этих двух видов.

На основании вышеизложенных фактов мы разделяем точку зрения Kukkonen (Kukkonen, 1967, 1970; Hämet-Ahti, Kukkonen, 1984) на необходимость выделения особой северной расы *D. complanatum* в качестве самостоятельного таксона. Однако в данном случае использование ранга вида для характеристики этой расы кажется нам более целесообразным.

Во-первых, как отмечалось выше, *D. montellii* обособлен морфологически. Формы, промежуточные между *D. montellii* и *D. complanatum*, сравнительно немногочисленны и не образуют полного спектра. В этом плане *D. montellii* и *D. complanatum* более обособлены, чем две другие родственные зональные расы плаунов — *Lycopodium annotinum* L. и *L. dubium* Zoega.

Во-вторых, *D. montellii* занимает определенный ареал, европейская часть которого представлена в 1-м томе «Atlas Florae Europaeae» (Jalas, Suominen, 1972). Ареалы *D. complanatum* и *D. montellii* перекрываются на значительной площади. Отсутствие в зоне перекрывания их ареалов большого числа промежуточных форм свидетельствует в пользу расовой обособленности *D. montellii*.

В-третьих, *D. montellii* обладает таким характерным признаком вида, как экологическая определенность. Некоторые местообитания, например зеленомошные и лишайниковые сосновые боры, характерны как для *D. complanatum*, так и для *D. montellii*, однако в арктических и горных тундрах второй вид встречается гораздо чаще, чем первый.

Итак, обсудив характерные особенности *D. montellii*, мы считаем обоснованным рассмотрение этой расы в качестве вида, обособленного от *D. complanatum*, и предлагаем новую комбинацию.

Diphasiastrum montellii (Kukk.) Min. et Ivanenko comb. nov. — *Diphasium complanatum* (L.) Rothm. subsp. *montellii* Kukk. 1970, Ann. Bot. Fenn. 7 : 142. — *D. complanatum* subsp. *complanatum* var. *montellii* Kukk. 1967, Ann. Bot. Fenn. 4 : 469, nom. invalid., sine typo. — *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub subsp. *montellii* (Kukk.) Kukk. 1984, Ann. Bot. Fenn. 21 : 211. — *Lycopodium tristachyum* auct. non Pursh: Кузенева, 1953, Фл. Мурм. обл. 1 : 81, p. p.; Толмачев, 1960, Аркт. фл. СССР, 1 : 61. — *Diphasium tristachyum* auct. non Rothm. : Толмачев, Дедов, Лащенкова, 1974, Фл. сев.-вост. европ. части СССР, 1 : 63, p. p.

Многолетнее травянистое растение с надземными зимующими побегами (хамефит). Стелющиеся побеги обычно надземные или местами углубленные в подстилку. Прямостоящие побеги низкие (4.0—13.0 см), близко расположены друг к другу. Боковые веточки узкие, 1.3—2.3 мм, собраны в довольно плотные пучки. Дорсальная поверхность веточек блекло-зеленая, вентральная поверхность светло-зеленая. Заостренный кончик латерального листа обычно параллелен оси веточки, дорсальный лист обратнояйцевидный, внезапно заостренный, низбегающий, несколько уже латерального листа. Вентральный лист достигает кончиком уровня основания следующей пары латеральных листьев, поскольку междоузлия укорочены и в средней части годичного прироста. Ширина вентрального листа составляет примерно $^1/_4$—$^1/_5$ ширины веточки. В одном годичном приросте боковой веточки насчитывается 5—6 узлов. Стробилы на коротких (1—3 см) ножках, редко сидячие по 1—2.

Т и п: Finland, Lapponia kemensis: reindeer lichen heath near Muonio church («renlafsmark nära Muonio kyrkoby»), (ad. lat. bor. c. 68°), 6 IX 1915, Justus Montell (H).

Географическое распространение. По-видимому, гипоарктический вид, встречающийся на севере Европы и Северной Америки (Kukkonen, 1967; Jalas, Suominen, 1972), предположительно в северной части Азии. На европейской территории СССР: Аркт. Евр., С. (Кар.-Мурм., Дв.-Печ.).

Каменисто-лишайниковые и кустарничковые арктические и горные тундры, субальпийские березняки, зеленомошные и лишайниковые сосновые боры, редко березово-еловые леса.

Авторы выражают благодарность Н. С. Ростовой за помощь и ценные советы при проведении статистической обработки материалов.

ЛИТЕРАТУРА

Кузенева О. И. Семейство Плауновые — *Lycopodiaceae* L. C. Rich. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 74—82. — *Толмачев А. И.*, *Дедов А. А.*, *Лащенкова А. Н.* Сем. *Lycopodiaceae* Rich. — Плауновые. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 57—64. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Hamet-Ahti L.*, *Kukkonen I.* Nomenclatural combinations of finnish vascular plants. — An. Bot. Fenn., 1984, vol. 21, N 2, p. 209—211. — *Holub J.* *Diphasiastrum*, a new genus in *Lycopodiaceae*. — Preslia, 1975a, vol. 47, p. 97—110. — *Holub J.* Notes on some species of *Diphasiastrum*. — Preslia, 1975b, vol. 47, p. 232—240. — *Hultén E.* The amphiatlantic plants and their phytogeographical connections. — Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., 1958, ser. 4, vol. 7, N 1. 340 p. — *Jalas J.*, *Suominen J.* *Pteridophyta*. — In: Atlas Florae Europaeae. Vol. 1. Helsinki, 1972. 121 p. — *Kukkonen I.* Studies on the variability of *Diphasium* (*Lycopodium*) *complanatum*. — An. Bot. Fenn., 1967, vol. 4, N 4, p. 441—470. — *Kukkonen I.* A nomenclatural note of the fennoscandian *Diphasium complanatum*. — An. Bot. Fenn., 1970, vol. 7, N 1, p. 142. — *Rothmaler W.* Pteridophyten-Studien. — Fed. Repert., 1944, Bd 54, Hf 1, S. 55—82. — *Wilce J. H.* Section *Complanata* of the genus *Lycopodium*. — Nova Hedwigia, 1965, Bd 1, Hf 19. 233 S.

Ленинградский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 XI 1985.

УДК 582.675.1 : (574)

Бот. журн., т. 71, № 8

В. П. Серов

НОВЫЙ ВИД РОДА *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ДЖУНГАРИИ

V. P. SEROV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ATRAGENE* (*RANUNCULACEAE*) FROM SONGORIA

Описывается новый для Центральной Азии вид рода *Atragene* с хр. Боро-Хоро в Джунгарии.

При изучении гербарных коллекций Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР наше внимание привлекло растение из рода *Atragene*, собранное В. С. Моисеенко в 1953 г. в Джунгарии. В. И. Грубов (1959) при обработке обширной коллекции Моисеенко отнес этот экземпляр к виду *A. sibirica* L., однако, внимательно изучив его морфологические признаки, мы пришли к выводу, что данное растение отличается от всех остальных известных науке видов княжика. Его характеризует комплекс отличительных признаков. В первую очередь отметим не встречающиеся у других видов густое войлочное опушение очень узких, почти линейных чашелистиков, а также 7 проводящих пучков в стеле черешка листа. Остальные признаки характерны и для других таксонов, однако не встречаются у этих таксонов в подобном сочетании. Например, сердцевидное основание листочка и заостренные и лопатчатые стаминодии, кремовая окраска цветка, усложненная шипиковато-расчлененная поверхность пыльцевого зерна. Все это, на наш взгляд, служит достаточным основанием для выделения нового вида, называемого нами в честь геолога В. С. Моисеенко, благодаря которому мы узнали это растение.

Atragene moisseenkoi Serov sp. nov. — Liana perennis, lignosa, foliis alligans. Caules debiles, subramosi, nodosi, internodiis flexilibis 12—15 cm longis, angulati vel teretiusculi, brunnei, glabri. Folia ternata, lacinia terminali trifida, ambitu triangulata, in ramulis herbaceis hornotinis opposita, decussata, in nodis annuis bina, florem amplexa, inter squamas infimas triangulatas subglabras reliquas acutatas albotomentosas imbricatas prodeuntia; petiolis 4—6 cm longis quinquangularibus fasciculis conductoriis 7, cum petiolulis fulcra vincientibus, patule pilosis; foliolis ovatis, acuminatis, basi cordatis, rarius rotundatis, margine serratis, margine et subtus regulariter supra solum ad nervos impressos patule albopilosis. Flores in nodo 2—6, magni, ad 6 cm diam., in ramulis abbreviatis generativis solitarii, pedunculis foliis paulo longioribus, 7—9 cm longis, sub anthesi subnutantibus, sulcatis, dense pubescentibus; sepalis 4, lineari-lanceolatis, 5—7-plo longioribus quam latis, patulis, cremeis, extus dense tomentosis; staminodiis 14—16 petaloideis sepalis 1.3—1.5-plo brevioribus, staminibus exterioribus vix longioribus vel eis aequilongis, acutato-lanceolatis vel spathulatis, in parte inferiore tomentosis, interdum antherarum rudimentis praeditis; staminibus circiter 30, filamentis linearibus vel subdilatatis albovillosis; carpellis 100—120 cum stylis albovillosissimis. Floret Junio.

Typus: Songoria, systema fluminis Tuste in jugo Boro-Choro, alt. circiter 1600 m s. m., 13 VI 1953, N 9, V. S. Moisseenko (LE).

Affinitas. A speciebus omnibus ceteris generis *Atragene* petalis angustioribus dense tomentosis, petiolis fasciculis 7 (non 5 vel 6) bene differt. *A. sibiricae* L. et *A. macropetalae* Ledeb. staminodiis acutatis, *A. alpinae* L. staminodiis spathulatis, *A. koreanae* Kom. foliolis basi cordatis similis est.

Habitat in Songoria in jugo Boro-Choro in regione silvae coniferae. Species ut videtur boro-choroensis endemica.

Многолетняя деревянистая листолазающая лиана. Стебли слабые, слабоветвящиеся, узловатые, с гибкими междоузлиями 12—15 см дл., гранистые или слегка вальковатые, коричневые, голые. Листья тройчатые, с трехнадрезной терминальной долей, в очертании треугольные, на травянистых побегах этого года супротивные, перекрестно-парные, на годичных узлах парные, объемлющие цветок, выходящие между почечных чешуй, самых нижних треугольных почти голых и остальных острых беловойлочных черепитчатых; с черешками 4—6 см дл., пятиугольными в поперечном сечении, с 7 проводящими пучками, как и черешочки вокруг опоры обвивающимися, оттопыренноволосистыми; с листочками яйцевидными, остроконечными, при основании сердцевидными, реже округлыми, по краю пильчатыми, по краю и снизу равномерно, сверху только по вдавленным жилкам оттопыренно-беловолосистые. Цветки по 2—6 в узле, крупные, до 6 см в диам., одиночные на укороченных генеративных побегах, с цветоносами несколько длиннее листьев, 7—9 см дл., при цветении немного поникающими, ребристыми, густо опушенными; чашелистиков 4, линейно-ланцетных, с длиной, в 5—7 раз превышающей ширину, отклоненных, кремовых, снаружи густо войлочно-опушенных; стаминодиев 14—16, лепестковидных, примерно в 1.3—1.5 раза короче чашелистиков, едва превышающих или равных внешним тычинкам, остроконечно-ланцетных или лопатчатых, в нижней части войлочно-опушенных, иногда с рудиментами пыльников; тычинок до 30, с линейными или несколько расширенными беловолосистыми нитями; плодолистиков 100—120, вместе со столбиками густобеловолосистых. Цветет в июне.

Тип: Джунгария, бассейн р. Тусте в хр. Боро-Хоро, абс. выс. 1600 м над ур. м., 13 VI 1953, № 9, В. С. Моисеенко (LE).

Родство. От всех остальных видов рода *Atragene* хорошо отличается более узкими густо войлочно-опушенными чашелистиками, черешками с 7 (а не 5 или 6) проводящими пучками. Похож на *A. sibirica* L. и *A. macrope-*

tala Ledeb. заостренными стаминодиями, на *A. alpina* L. — лопатовидными стаминодиями, на *A. koreana* Kom.— сердцевидными в основании листочками.

Обитает в Джунгарии в хр. Боро-Хоро, в поясе хвойных лесов. Вид, по-видимому, эндемичный для хр. Боро-Хоро.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. Список растений Джунгарии (Китай), собранных В. С. Моисеенко в 1951—1954 гг. — Бот. мат. (Ленинград), 1959, т. 19, с. 531—553.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 I 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : (571.6)

М. С. Игнатов

ДОПОЛНЕНИЕ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

M. S. IGNATOV. A SUPPLEMENT TO THE ADVENTIVE FLORA OF THE FAR EAST

Приводятся 8 новых для Дальнего Востока адвентивных видов, из которых *Juncus ecundus* и *Amaranthus bouchonii*, а также, возможно, *Helianthus rigidus* — новые для СССР.

В настоящей статье приведены как находки автора, так и данные, полученные при критическом изучении сборов других коллекторов, хранящихся в Гербариях Главного ботанического сада АН СССР (МНА), Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (VLA) и Дальневосточного государственного университета (ДВГУ).

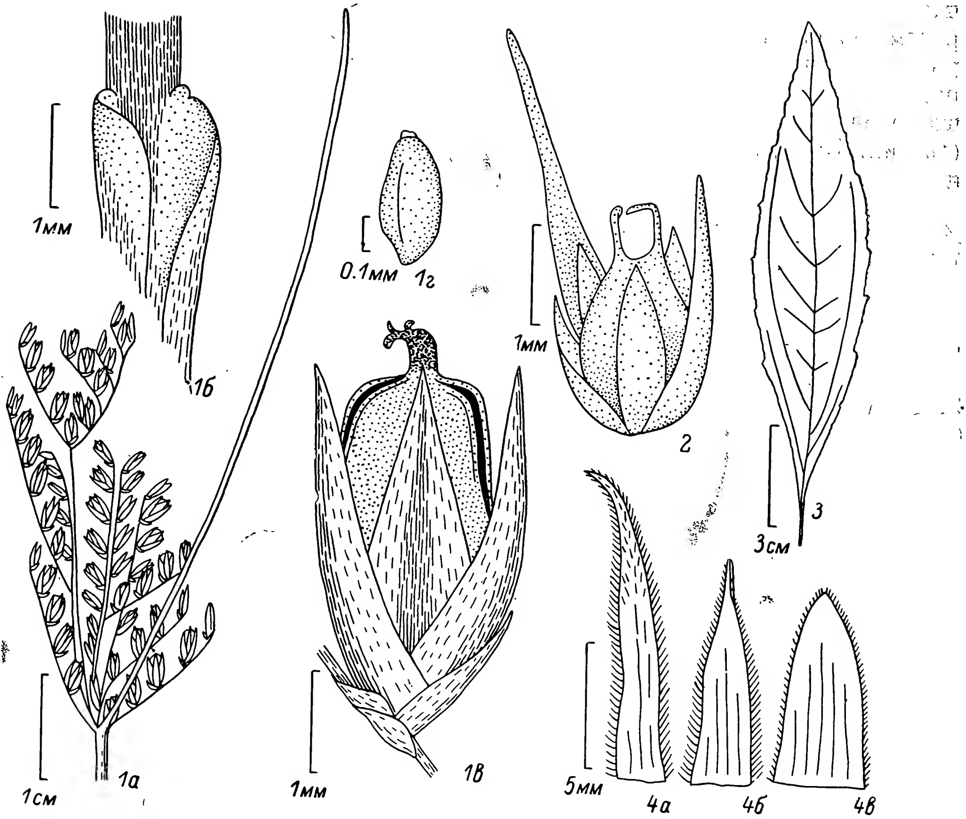
Juncus secundus Beauv. 1813, in Lam. et Poir., Encycl. Méth. Bot. Suppl. 3 : 160. — *J. tenuis* Willd. var. *secundus* (Beauv.) Engelm. 1866, Trans. Acad. Sci. St. Louis, 11 : 451. — Приморский край, Михайловский р-н, от пос. Новошахтинский на северо-восток 1.1 км, по насыпи железной дороги, обочина, 19 VII 1983, Я. И. Леликов (МНА).

Растение многолетнее, 45 см выс., зеленое, в основании красноватое. Листья только при основании стебля, немногочисленные, их влагалища 4—6.5, пластинки — до 10 см дл., плоские, при сушке отчасти сворачивающиеся. Ушки небольшие, коричневатые, перепончатые, закругленные. Прицветный лист 9 см дл. Соцветие 4 см дл., ветви его направлены вверх и несколько загнуты к центру, с 4—6 колосками, обращенными вовнутрь. Листочки околоцветника 3 мм дл., острые, ланцетные до овально-ланцетных, бледно-соломенного цвета с бледно-зеленой серединой. Коробочка около 3 мм дл., на верхушке усеченная, бледно-желтовато-зеленая, лоснящаяся, с тонкими стенками, отчасти трехгнездная (перегородки ее срастаются на $^2/_3$—$^1/_2$ длины оси плода). Семена около 0.35 мм дл., светло-коричневые, с небольшим бесцветным придатком (см. рисунок, *1а—1г*).

Согласно литературным данным (Gleason, 1963; Scoggan, 1978), этот вид встречается в восточных штатах США, примерно в секторе Мэн—Миссури — Арканзас—Джорджия; также он указывался для юга Канады от Нью-Брансуика до Онтарио, но эти данные требуют дополнительного подтверждения.

Для *J. secundus* характерны безлистный стебель (чем он сходен с *J. tenuis*), листья не длиннее $^1/_3$ стебля, небольшие (в отличие от *J. tenuis*) ушки и главное отчетливая односторонность в расположении колосков на ветвях соцветия. Некоторые авторы считают диагностическим признаком *J. secundus* короткий (короче соцветия) прицветный лист (Gleason, 1963), однако другие (Fernald, 1950) указывают, что иногда прицветный лист может иметь длину до 14 см и значительно превышать соцветие. Согласно F. Buchenau (1906), коробочка *J. secundus* трехгнездная. В исследованных коробочках нашего образца срастание перегородок, однако, никогда не было совершенно полным — по-видимому, этот признак у *J. secundus* варьирует.

Chenopodium ficifolium Smith. — Владивосток, по сорным местам, 1 VIII 1975, Ю. Полийчук (ДВГУ); Уссурийский р-н, Глуховка (у стен коровника), 23 VIII 1976 (ДВГУ); Владивосток, ст. II речка, сорное место у железной дороги,



Juncus secundus (*1а* — соцветие; *1б* — ушки листа; *1в* — околоцветник и зрелая коробочка, отчасти раскрывшаяся; *1г* — семя); *2* — зрелый плод с околоцветником и прицветником *Amaranthus bouchonii*; *3* — лист *Helianthus rigidus*. Листочки обертки: *4а* — *Helianthus tuberosus*, *4б* — *H. laetiflorus*, *4в* — *H. rigidus*.

1 VII 1982, Т. И. Нечаева (МНА); Хабаровский край, окрестности г. Биробиджана, на улице, 27 VII 1984, Н. В. Медведева (МНА). Согласно «Флоре СССР» (Ильин, 1936) и последней сводке В. Н. Ворошилова (1985), на Дальнем Востоке этот вид не встречается. Однако *Ch. ficifolium* собирали на Нижнем Амуре еще в середине прошлого века и он был включен в «Primitiae florae amurensis» (Maximowicz, 1859) под названием *Ch. opulifolium* Schrad., о чем свидетельствуют образцы К. И. Максимовича, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Впоследствии *Ch. ficifolium* неоднократно собирали на Нижнем Амуре, и данные этикеток этих сборов позволяют заключить, что здесь этот вид строго приурочен к отмелям — как сорное растение он не собирался в данном регионе ни разу. Таким образом, собранные в городах Биробиджане и Владивостоке и в Уссурийском р-не растения занесены, по-видимому, издалека, поскольку, хотя естественный ареал *Ch. ficifolium* простирается от Атлантического до Тихого океана, в Сибири это очень редкое и почти исключительно отмельное растение (Ильин, 1937; Гудошников, 1971; Пешкова, 1979), тогда как в других регионах (Западная Европа, Япония, отчасти Средняя Азия), очевидно, в связи с длительным хозяйственным освоением территории у *Ch. ficifolium* выработался синантропный экотип.

Chenopodium vulvaria L. — Амурская обл., Сковородинский р-н, ст. Ерофей Павлович, железная дорога, часто, 19 VIII 1984, А. Е. Кожевников (VLA, МНА); Приморский край, пос. Пограничный, сорное, июль 1967, Корлякова (ДВГУ). Вид южных районов СССР и Западной Европы, изредка заносимый в другие районы. Ранее на Дальнем Востоке известен не был.

Corispermum declinatum Steph. ex Iljin. — Хабаровский край, берег Амура между Новым Уссури и Троицким, песчаные дюны, 25 VII 1959, П. Ярошенко (VLA). Новость для Дальнего Востока. Вид распространен от юга европейской части СССР до Даурии (Ильин, 1936), и данное местонахождение можно было бы рассматривать как крайнюю изолированную точку естественного ареала. Однако учитывая, что *C. declinatum* один из немногих (если не единственный) видов рода *Corispermum*, заносимый в новые географические регионы, а также то, что единственное местонахождение его в Забайкалье явно сорного характера (Ильин, 1937), мы склонны считать находку П. Д. Ярошенко результатом заноса.

Amaranthus bouchonii Thell. 1926, Le monde des Plantes, 27, 160 : 4. — *A. hybridus* L. subsp. *bouchonii* (Thell.) O. Bolos et Vigo, 1974, But. Catalana Hist. Nat. 38, 1 : 89. — Приморский край, Спасский р-н, с. Дубовское, поляна около колодца, 23 VIII 1979, В. Селедец, Н. Пробатова (VLA).

Растение 30—45 см выс., почти голое (опушены только самые молодые части растения и стебель в соцветии). Стебель желто-зеленоватый, ветвится несильно, ветви длинные и тонкие. Листья ромбически-овальные, 5.5 см дл., 2.5 см шир., более или менее острые, закругленные только на самой верхушке. Соцветия главным образом на верхушках стебля и веточек, до 3 см дл. и 5—6 мм шир., рыхлые. Прицветники до 4 мм дл., линейно-шиловидные, острые, в нижней части по краю пленчато-окаймленные. Листочков околоцветника 5, обычно неравных, до 2 мм дл., постепенно заостренных. Рылец 2—3. Плод около 1.75 мм дл. (без ветвей рыльца), нерастрескивающийся, светло-серовато-коричневый, более или менее сплюснутый (см. рисунок, *2*). Семена 1.2—1.25 мм дл., почти округлые, сильно сплюснутые, с выраженным краевым валиком, который в отличие от черной и сильно блестящей центральной части слабоблестящий и имеет буроватовишневый оттенок.

Описан из Франции. Согласно «Флоре Европы» (Aellen, 1964), встречается во Франции, ГДР, ФРГ, Швейцарии. Указывается также для Испании и Венгрии. Происхождение этого вида не выяснено. Испанские ботаники, считая его подвидом *A. hybridus*, предполагали, что *A. bouchonii* возник в Европе от *A. hybridus* в результате мутации. *A. bouchonii*, действительно, габитуально сходен с *A. hybridus* и другими видами подрода *Amaranthus* (главным образом из-за длинных прицветников, превышающих листочки околоцветника). Вместе с тем нерастрескивающийся плод неизвестен у прочих видов подрода *Amaranthus* (=*Amaranthus* L. s. str. excl. Euxolus) (Moquin-Tandon, 1849). Учитывая это, мы сомневаемся не только в правомерности сближения *A. bouchonii* с *A. hybridus*, но и вообще в возможности отнесения его к типовому подроду.

Xanthoxalis dillenii (Jacq.) Holub (*Oxalis stricta* auct.). — Владивосток, сорное на газоне близ БПИ ДВНЦ, 10 IX 1985, М. С. Игнатов (МНА); Сахалин, Невельский р-н, высокотравные заросли в лесопитомнике, в 4 км к востоку от Шебунино, 19 VII 1967, Т. А. Белоусова, Л. М. Алексеева, Е. М. Егорова (МНА). Этот американский вид указывался для Приморья (Нечаева, 1984), однако Ворошилов (1985) его не приводит, поскольку образцы, определявшиеся ранее как *Oxalis stricta*, оказались близким видом *Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub (*Oxalis fontana* Bunge), более или менее широко распространенным на юге Дальнего Востока.

Oenothera rubricaulis Klebahn. — Владивосток, на полотне железной дороги у ст. Угольная, 26 IX 1985, М. С. Игнатов (МНА). Вид, неизвестный в Северной Америке (Rostanski, 1975), появившийся, по-видимому, в Европе не позже середины XVIII в. и распространенный главным образом в Средней Европе и западных районах европейской части СССР, откуда заносится в другие районы Европы, в Сибирь. На Дальнем Востоке был известен по единственному сбору: Приморский край, Уссурийский р-н, с. Голенки, окраина плато, 21 VII 1930, М. А. Жукова (LE) (цит. по: Rostanski, 1975), и с тех пор не собирался. Можно предполагать, что в обнаруженном нами месте повторного заноса *O. rubricaulis* сумеет закрепиться, в других районах СССР ж.-д. насыпи — одно из излюбленных местообитаний этого вида.

Solidago canadensis L. — Владивосток, близ ботанического сада, по сырым кюветам, 1 X 1985, М. С. Игнатов (МНА). Американский вид, широко культивируемый, способный «ускользать» из культуры и известный в одичавшем состоянии во многих районах СССР. Приводился для Дальнего Востока (Ворошилов, 1982; Нечаева, 1984), однако все эти указания были основаны на неточных определениях близкого вида *S. gigantea* Ait. Эта ошибка была недавно исправлена В. Н. Ворошиловым (1985), исключившим *S. canadensis* из числа видов дальневосточной флоры. Таким образом, наша находка этого вида на Дальнем Востоке, возможно, первая.

S. canadensis легко отличается от *S. gigantea* густым, отстоящим опушением стебля (у *S. gigantea* опушение редкое, прижатое), мелкими (3—4, а не 5—6 мм дл.) корзинками и значительно более раскидистым соцветием с дуговидными (а не почти прямыми) ветвями.

Helianthus rigidus (Cass.) Desf. 1829, Cat. Pl. ed. 3 : 184. — *Harpalium rigidum* Cass. 1818, Bull. Soc. Philom. Paris : 141. — Владивосток, близ ст. Чайка, в кустарнике, небольшой группой, 24 IX 1985, М. С. Игнатов (МНА); Владивосток, близ ст. I речка, заросли в несколько десятков растений, 1 X 1985, М. С. Игнатов (МНА, VLA).

Многолетник с ползучим корневищем, около 70 см выс., с 10—12 узлами (во время сбора — с 6—7 парами листьев). Стебель зеленый или красноватый, неветвистый или маловетвистый. Все листья (кроме 2 мелких, расположенных под корзинкой листообразных прицветников) супротивные, до 15 см дл. и 4 см шир., ланцетные до овально-ланцетных, с узкоклиновидным основанием без выраженного черешка, серо-зеленые, сильно шероховатые, по краю от грубозубчатых до цельнокрайных (см. рисунок, *3*). Корзинки одиночные на верхушках стеблей, реже цветоносы пазушные. Обертка около 1 см выс., 1.5—1.8 см шир., листочки ее овальные, тупые, около 9 мм дл. и 3.5 мм шир., черепитчатые, плотно прилегающие к корзинке, по краю равномерно коротко опушенные, на спинке голые или рассеянно опушенные. Язычковые цветки ярко-желтые, в числе 10—15, до 30 мм дл. и 7—8 мм шир., трубка венчика трубчатых цветков желтая, лопасти их — темно-красные, иногда снаружи опушенные. Чешуи диска по краям и на спинке коротко опушенные, хохолок из широколанцетных чешуй до 1 мм дл., семянки 5—6 мм дл., голые.

Тип: «культивируется в Париже» (Р).

Обнаруженные нами растения относятся к *H. rigidus* subsp. *subrhomboideus* (Rydb.) Heiser, 1969, Mem. Torrey Bot. Club, 22, 3 : 136. — *H. subrhomboideus* Rydb. 1900, Mem. New York Bot. Gard. 1 : 419 (тип: «Nebraska, Grant Co.» (NY)), который распространен в более западных районах Северной Америки (от юга провинции Онтарио до Альберты, на юг до западного Техаса) по сравнению с типовым подвидом в более континентальных условиях и отличается от типового подвида маловетвистыми, менее высокими (до 1.2, а не до 2 м) стеблями, менее крупными листьями (у subsp. *rigidus* листья до 27 см дл.) и более короткими (до 10, а не до 12 мм дл.) листочками обертки.

H. rigidus давно культивируется как декоративное растение и известен в одичавшем состоянии в ряде стран. Он приводился Д. Н. Доброчаевой (1962) в качестве одичавшего в Киеве, однако впоследствии А. И. Барбарич и О. М. Дубовик (1972) не подтвердили этих данных. Возможно поэтому С. К. Черепанов (1981) не включил *H. rigidus* в число сосудистых растений СССР.

H. rigidus дает фертильные гибриды с *H. tuberosus* L., которые имеют бинарную комбинацию *H. laetiflorus* Pers. Недавно этот таксон был отмечен для Дальнего Востока (Ворошилов, 1985) на основании сбора: г. Хабаровск, на свалке пустыря, 2 IX 1975, А. А. Нечаев (МНА). Растения этого сбора имели темно-красную окраску лопастей венчика трубчатых цветков и слабозубчатые, овально-ланцетные листья (как у *H. rigidus*), но по опушению листочков обертки в нижней части длинными волосками (см. рисунок, *4а*) приближались к *H. tuberosus*; форма листочков обертки у растений из Хабаровска промежуточная между *H. rigidus* и *H. tuberosus*. Согласно монографии североамериканских подсолнечников (Heiser, 1969), название *H. laetiflorus* должно относиться к гибридам F_1, которые имеют промежуточные признаки между родительскими видами, но трубчатые цветки у них желтые. Таким образом, растения из Хабаровска хотя и являются промежуточными между *H. laetiflorus* и *H. rigidus*, но ближе к последнему виду. Выбор названия для этих форм — *H. laetiflorus* или *H. rigidus* — отчасти произволен. По нашему мнению, название *H. laetiflorus* более подходящее, поскольку у гибридов окраска цветков диска слабо коррелирует с формой листочков обертки.[1] Признак, который Барбарич и Дубовик (1972) приводят как диагностический для *H. laetiflorus* — большое число (30—40) язычковых цветков, по C. Heiser (1969) является признаком лишь одной из многих культурных форм этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. І., Дубовик О. М. Нові види соняшника (*Helianthus* L.) на Україні. — Укр. бот. журн., 1972, т. 28, № 5, с. 647—650. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985, с. 139—200. — *Гудошников С. В.* Сем. *Chenopodiaceae* Less. — Маревые. — В кн.: Флора Красноярского края. Вып. 5, ч. 2. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1971, с. 40—54. — *Доброчаева Д. М.* Рід Соняшник — *Helianthus* L. — В кн.: Флора УРСР. Т. 11. Київ: Вид-во АН УРСР, 1962, с. 172—177. — *Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. — В кн.: Флора СССР. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 2—354. — *Ильин М. М.* Сем. *Chenopodiaceae* Less. — Маревые. — В кн.: Флора Забайкалья. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 266—288. — *Нечаева Т. И.* Адвентивная флора Приморского края. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 31. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984, с. 46—88. — *Пешкова Г. А.* Сем. *Chenopodiaceae* Less. — Маревые. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 292—305. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Aellen P. Amaranthus* L. — In: Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1964, p. 109—110. — *Buchenau Fr. Juncaceae* Juss. — In: *Engler A.* Das Pflanzenreich. Hf 25 (IV.36). Leipzig: H. R. Engelmann (J. Cramer), 1906. 284 S. — *Fernald M. L.* Gray's manual of botany. Ed. 8. N. Y. etc, 1950. 1632 p. — *Gleason H. A.* The new Britton and Brown illustrated flora of the northern United States and adjacent Canada. Vol. 1. N. Y.; London: Hafner Publ. Co. 1963. 482 p. — *Heiser C. B.* The North American sunflowers (*Helianthus* L.).— Mem. Torrey Bot. Club, 1969, vol. 22, N 3, p. 1—298. — *Maximowicz C. J.* Primitiae florae amurensis. — Mém. Prés. Acad. Sci. Pétersb., Div. Sav., 1859, t. 9, S. 1—504. — *Moquin-Tandon A. Amaranthaceae* Juss.— In: *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pars 13. Parisiis: Victoris Masson, 1849, p. 231—424. — *Rostanski K.* Rozmieszczenie gatunkow rodzaju *Oenothera* L. z podrodzaju *Oenothera* w ZSRR. — Acta Biol., 1975, t. 1, s. 7—35. — *Scoggan H. J.* The flora of Canada. Part 2. Ottawa: National Museum of Natural Sciences & National Museum of Canada, 1978. 545 p.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 25 XII 1985.

УДК 005 : (470.67)

Бот. журн., т. 71, № 8

А. Д. Раджи

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ФЛОРЫ ДАГЕСТАНА

A. D. RADZI. NEW AND RARE PLANTS IN THE FLORA OF DAGHESTAN

Приведены сведения о найденных в Дагестане новых и редких растениях.

В последние годы мы выявили новые для Дагестана виды растений. Ниже приводим сведения о некоторых наиболее интересных находках. Собранные образцы хранятся в Гербарии Дагестанского университета и в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Botrychium virginianum (L.) Sw. — В 1980 г. собраны 2 экземпляра в предгорном поясе, в заросшем буковым лесом ущелье близ с. Мюрего Сергокалинского р-на. Растения 25 см выс., с хорошо развитой спороносной и вегетативной частями. По сведениям А. М. Аскерова (1977), это вторая находка вида на Кавказе. Первая находка была обнаружена в гербарии из Закатальского р-на (сборы Л. И. Прилипко 1954 г.). Ближайшее местонахождение вида находится в Верхнем Поволжье. При повторных посещениях ущелья вид на прежнем месте в окрестностях с. Мюрего мы не обнаружили. Необходимо выявление вида для его полной охраны.

---

[1] Судим об этом по материалам МНА из европейской части СССР: одни образцы (Брестская обл.) имеют обертку, как у *H. tuberosus*, и красные цветки диска, другие (Одесса) — обертку, как у *H. rigidus*, и желтые цветки диска.

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt. — Вид никогда не приводился для флоры Дагестана. На Кавказе известен лишь из Грузии (Картлия, Душетия). В Дагестане выявлен впервые в сборах экспедиции БИНа под руководством С. К. Черепанова при участии автора. Вид собран в Тляратинском р-не, с. Хиндах, хутор Суэтль, на склонах главной вершины Богосского хребта, гора Аддала-Шухгельмеер, по ущелью речки Кила — притока Аварской Койсу. Растение произрастает в хвойном сосновом лесу на переходе к зарослям рододендрона.

Gentiana lagodechiana (Kusn.) Grossh. — Вид не указан для Дагестана. Приводится лишь для Лагодехи и Закатальского р-на. В Гербарии Дагестанского университета имеются сборы из Гутонского заказника, Тляратинского, Чародинского и Рутульского р-нов. Растение произрастает на скалах в верхнем горном поясе. Вид является эндемиком Восточного Кавказа. Нуждается в охране как редкий вид, занесенный в «Красную книгу СССР».

Spiranthes spiralis (L.) Chevall. — Впервые выявлен в Дагестанской АССР в августе 1973 г. в долине Рубаса в окрестностях с. Архит Табасаранского р-на. Вид произрастает в предгорной полосе в изреженных лесах, на травянистых склонах. Во «Флоре СССР» и «Флоре Кавказа» приводится только для Западного Закавказья и Талыша. Как редкое растение повсюду нуждается в охране.

Найдены новые местонахождения редких растений Дагестана.

Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (*Lycopodium selago* L.). — Редкий в Дагестане голарктический вид. До сих пор приводился лишь для Гуниба. В последние годы единичные экземпляры были найдены в юго-восточной части Гунибского р-на в окрестностях селений Наказух и Бацада. Однако в Гербарии Дагестанского университета хранятся также сборы из Ахвахского (с. Цолода), Советского (с. Ратлуб), Тляратинского (с. Хадиял), Чародинского (с. Гочоб) и Ахтынского (с. Смугул) р-нов. Вид обитает на склонах Богосского, Нукатлинского и Самурского хребтов, на высоте 1300—3000 м над ур. м., часто в зарослях рододендрона на северных травянистых и каменистых склонах. Вид как редкое и ценное растение нуждается в охране.

Edraianthus owerinianus Rupr. — Узкий эндемик Дагестана. Включен в «Красную книгу СССР» (категория 1). Вид описан по сборам А. П. Оверина со склонов хр. Салатау в окрестностях с. Эрпели Буйнакского р-на и со склонов горы Мухита, в окрестностях с. Гимры Унцукульского р-на. Приводится во «Флоре СССР» и для с. Чирката Гумбетовского р-на. В 1983 г. вид мы впервые обнаружили на Богосском хребте в окрестностях с. Верхний Батлух Советского р-на, где произрастает небольшая популяция на известняковых отвесных скалах в высокогорном поясе. В окрестностях с. Эрпели вид в настоящее время не обнаружен.

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М. Гроздовник виргинский — новый вид для флоры Кавказа. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 9, с. 1332.

Дагестанский государственный университет.

Получено 7 I 1986 г.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9

В. И. Чопик, А. Н. Краснова, А. И. Кузьмичев

ЭТАЛОН ДИКОРАСТУЩЕЙ ФЛОРЫ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ — УРОЧИЩЕ «ЛЫСАЯ ГОРА» В Г. КИЕВЕ

V. I. CHOPIK, A. N. KRASNOVA, A. I. KUZMICHEV. THE STANDART OF SPONTANEOUS FLORA OF URBANIZED TERRITORIES — «LYSAYA GORA» WOOD IN KIEV

Приводится таксономический состав флоры урочища «Лысая гора» в черте г. Киева, которое на протяжении 100 лет было исключено из сферы хозяйственного влияния. Наиболее полно представлены комплексы лесной неморальной и степной флор, типичные для крутобережий Днепра. Урочище предлагается объявить заповедным.

В результате урбанизации важное созологическое значение приобретают исследования эталонных участков растительного покрова, сохранившихся в черте городов или их ближайших окрестностей. Подобные исследования дают возможность установить тенденции изменения флоры и растительности городов вообще, и урбанизированных территорий в частности, и на их основе разработать рекомендации по сохранению наиболее ценных участков и массивов, а также по их последующему использованию в научных, воспитательно-педагогических, рекреационных и других целях. В этом отношении большой интерес представляет урочище «Лысая гора» в геометрическом центре Киева, которое с 1873 и до 1976 г. представляло собой закрытую территорию и было исключено из сферы активного воздействия антропогенного фактора. Еще раньше, во времена Киевской Руси, само урочище и его ближайшие окрестности служили местом проведения великокняжеских охот. Здесь впервые, выражаясь современным языком, было организовано охотничье-заповедное хозяйство, отчего вся местность получила название «зверинец».

«Лысая гора» площадью около 160 га расположена в южной нагорной части Киева и непосредственно прилегает к пойме Днепра и его притока — Лыбеди. Орографически — это лёссовый останец, прорезанный довольно глубокими и короткими балками. Балочные формы рельефа являются результатом эрозионного врезания Днепра. Начиная с XVIII ст. на этот первоначальный рельеф стал «накладываться» техногенный, обусловленный строительством в этом месте военного форта, который в последнее столетие использовали как арсенал, потерявший свое значение после первой мировой войны. Основной формой военно-инженерных сооружений являются насыпные валы, протянувшиеся на сотни метров. По свидетельству работников лесничества, изредка центральная часть и склоны валов скашивались.

Закрытый режим урочища способствовал сохранению естественной флоры и растительности, что для крупных городов Европы — явление уникальное. Несмотря на это, тенденции синантропизации флоры здесь проявляются довольно заметно, но они являются результатом скорее естественного развития, чем непосредственного влияния человека.

На «Лысой горе» удивительно полно представлены комплексы лесной неморальной и степной флор, характерные для района крутобережий Днепра.

Лесная неморальная растительность, представленная грабовой дубравой и производными насаждениями, покрывает северные и северо-западные склоны, а также все лощины и балки. В травяном покрове преобладают *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum* и др. Красочный аспект дубравы весной образуют *Scilla bifolia*, *Pulmonaria obscura*, *Anemoides ranunculoides*, *Ficaria verna*, а также виды рода *Corydalis*. На соседнем аналогичном массиве «Голосеевский лес», подвергавшемся активному рекреационному и хозяйственному влиянию, большинство упомянутых видов отсутствует или встречается очень редко.

Степная растительность может быть отнесена к варианту луговых степей. Она приурочена к эродированным южным и юго-восточным склонам урочища, а также соответствующим экспозициям бывших военно-инженерных сооружений — валов, где имеет вторичный характер. Основу степных группировок составляют *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*, *Salvia illuminata*, *Dianthus membranaceus*, *Thymus marschallianus*.

Луговая растительность, имеющая преимущественно вторичный характер, связана с искусственными формами рельефа.

Ниже приводим список видов естественной флоры урочища «Лысая гора» (семейства расположены по системе А. Л. Тахтаджяна).

Pinaceae

Pinus sylvestris L.

Equisetaceae

Equisetum arvense L.
E. pratense Ehrh.
E. sylvaticum L.

Athyriaceae

Cystopteris fragilis (L.) Bernh.

Aspidiaceae

Dryopteris filix-mas (L.) Schott

Aristolochiaceae

Aristolochia clematitis L.
Asarum europaeum L.

Ranunculaceae

Actaea spicata L.
Anemoides ranunculoides (L.) Holub
Anemone sylvestris L.
Caltha palustris L.
Ceratocephala testiculata (Crantz) Bess.
Cimicifuga europaea Schipcz.
Ficaria verna Huds.
Isopyrum thalictroides L.
Myosurus minimus L.
Nigella arvensis L.
Pulsatilla nigricans Störk.
P. patens (L.) Mill.
Ranunculus repens L.
R. acris L.
R. illyricus L.
R. pedatus Waldst. et Kit.
R. polyanthemos L.
Thalictrum minus L.

Papaveraceae

Chelidonium majus L.

Fumariaceae

Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte
C. intermedia (L.) Mérat
C. solida (L.) Clairv.

Berberidaceae

Berberis vulgaris L.

Ulmaceae

Ulmus glabra Huds. (=*U. scabra* Mill.)
U. laevis Pall.
U. minor Mill. (=*U. foliacea* Gilib., *U. suberosa* Moench)

Cannabaceae

Cannabis ruderalis Janisch.
Humulus lupulus L.

Urticaceae

Urtica dioica L.
U. galeopsifolia Wierzb. ex Opiz

Fagaceae

Quercus robur L.

Betulaceae

Alnus glutinosa (L.) Gaertn.
Betula pendula Roth (=*B. verrucosa* Ehrh.)
B. pubescens Ehrh.
Carpinus betulus L.
Corylus avellana L.

Caryophyllaceae

Arenaria uralensis Pall. ex Spreng.
Cerastium nemorale Bieb.
C. glomeratum Thuill.
C. holosteoides Fries
C. kioviense Klok.
C. semidecandrum L.
Coronaria flos-cuculi (L.) A. Br.
Cucubalis baccifer L.
Dianthus deltoides L.
D. membranaceus Borb.
Gypsophila paniculata L.
Herniaria glabra L.
H. polygama J. Gay
Holosteum umbellatum L.
Minuartia viscosa (Schreb.) Schinz et Thell.
Moehringia trinervia (L.) Clairv.
Otites parviflora Grossh.
Silene latifolia (Mill.) Britt. et Rendle
S. nutans L.
Stellaria nemorum L.
S. graminea L.
S. holostea L.
S. media (L.) Vill.
Saponaria officinalis L.
Viscaria vulgaris Bernh.

Polygonaceae

Fallopia convolvulus (L.) A. Löve
F. dumetorum (L.) Holub
Polygonum aviculare L.

Rumex confertus Willd.
R. sylvestris (Lam.) Wallr.

Hypericaceae

Hypericum perforatum L.

Violaceae

Viola hirta L.
V. mirabilis L.
V. odorata L.
V. reichenbachiana Jord. ex Boreau (=*V. sylvestris* Lam.)
V. tricolor L. (=*V. matutina* Klok.)

Cucurbitaceae

Bryonia alba L.
Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray

Brassicaceae

Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande
Alyssum turkestanicum Regel et Schmalh.
Berteroa incana (L.) DC.
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.
Cardamine amara L.
C. dentata Schult.
Dentaria quinquefolia Bieb.
Erysimum diffusum Ehrh. (=*E. canescens* Roth)
E. sylvaticum Bieb.
Erophila verna (L.) Bess.
Lepidium densiflorum Schrad.
L. latifolium L.
L. ruderale L.
Thlaspi arvense L.
T. perfoliatum L.

Resedaceae

Reseda lutea L.

Salicaceae

Salix caprea L.
S. pentandra L.
Populus alba L.
P. nigra L.
P. tremula L.

Primulaceae

Anagalis arvensis L.
Lysimachia nummularia L.
L. vulgaris L.
Primula veris L.

Tiliaceae

Tilia cordata Mill.

Malvaceae

Althaea officinalis L.
Lavatera thuringiaca L.
Malva neglecta Wallr.
M. pusilla Smith

Euphorbiaceae

Euphorbia cyparissias L.
E. seguieriana Neck.
E. virgultosa Klok.
Mercurialis perennis L.

Rosaceae

Agrimonia eupatoria L.
Alchemilla micans Bus.
Cerasus avium (L.) Moench
Crataegus curvisepala Lindm. (=*C. pseudokyrtostyla* Klok.)
Filipendula vulgaris Moench
F. ulmaria (L.) Maxim.
Fragaria vesca L.
F. viridis Duch.
Geum rivale L.
G. urbanum L.
Malus sylvestris Mill.
Padus avium Mill.
Potentilla alba L.
P. anserina L.
P. arenaria Borkh.
P. argentea L.
P. impolita Wahlenb.
P. obscura Willd.
Pyrus communis L.
Rosa canina L.
R. pomifera Herrm.
Rubus caesius L.
R. idaeus L.
Sorbus aucuparia L.

Crassulaceae

Sedum acre L.
S. telephium L.

Saxifragaceae

Chrysosplenium alternifolium L.
Ribes nigrum L.

Parnassiaceae

Parnassia palustris L.

Fabaceae

Anthyllis macrocephala Wend. (=*A. polyphylla* (DC.) Kit.)
Astragalus cicer L.
A. glycyphyllos L.
Chamaecytisus ruthenicus (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková
Coronilla varia L.
Cytisus austriacus L.
Genista germanica L.
G. tinctoria L.
Lathyrus sylvestris L.
L. tuberosus L.
L. vernus (L.) Bernh.
Lotus ucrainicus Klok.
Medicago falcata L.
M. lupulina L.
M. minima (L.) Bartolini
Melilotus albus Medik.
M. officinalis (L.) Pall.
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.
O. viciifolia Scop.
Ononis arvensis L.
Trifolium alpestre L.
T. arvense L.
T. aureum Poll. (=*T. strepens* Crantz)
T. fragiferum L.
T. montanum L.
T. pratense L.
T. repens L.
Vicia cracca L.
V. sepium L.

Lythraceae

Lythrum salicaria L.

Onagraceae

Chamerion angustifolium (L.) Holub
Epilobium parviflorum Schreb.
Oenothera biennis L.
O. rubricaulis Klebahn

Aceraceae

Acer campestre L.
A. platanoides L.

A. pseudoplatanus L.
A. tataricum L.

Linaceae

Linum catharticum L.
L. flavum L.

Oxalidaceae

Xanthoxalis dillenii (Jacq.) Holub

Geraniaceae

Erodium cicutarium (L.) L'Hér.
Geranium robertianum L.
G. sanguineum L.
G. sibiricum L.

Balsaminaceae

Impatiens parviflora DC.

Polygalaceae

Polygala podolica DC.
P. vulgaris L.

Cornaceae

Swida sanguinea (L.) Opiz

Apiaceae

Aegopodium podagraria L.
Angelica sylvestris L.
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.
Chaerophyllum temulum L.
Daucus carota L.
Eringium campestre L.
E. planum L.
Falcaria vulgaris Bernh.
Heracleum sibiricum L.
Pimpinella saxifraga L.

Celastraceae

Euonymus europaea L.
E. verrucosa Scop.

Rhamnaceae

Frangula alnus Mill.
Rhamnus cathartica L.

Santalaceae

Thesium arvense Horvátovszky
T. linophyllon L.

Oleaceae

Fraxinus excelsior L.

Loranthaceae

Viscum album L.

Asclepiadaceae

Asclepias syriaca L.
Vincetoxicum hirundinaria Medik.

Rubiaceae

Asperula odorata L.
A. cynanchica L.
Galium glabratum Klok.
G. pseudomollugo Klok.
G. verum L.

Caprifoliaceae

Sambucus ebulus L.
S. nigra L.
S. racemosa L.
Viburnum opulus L.

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L.

Valerianaceae

Valeriana stolonifera Czern.

Dipsacaceae

Knautia arvensis (L.) Coult.
Scabiosa ochroleuca L.

Convolvulaceae

Calystegia sepium (L.) R. Br.
Convolvulus arvensis L.

Cuscutaceae

Cuscuta epithymum (L.) L.

Boraginaceae

Anchusa officinalis L.
Cynoglossum officinale L.
Echium vulgare L.
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort.
Lithospermum officinale L.
Myosotis palustris (L.) L. (=*M. scorpioides* L. p. p.)
M. popovii Dobrocz.
Nonea pulla (L.) DC.
N. rossica Stev.
Pulmonaria obscura Dumort.

Solanaceae

Datura stramonium L.
Hyoscyamus niger L.
Lycium barbatum L.
Solanum alatum Moench
S. dulcamara L.
S. nigrum L.

Scrophulariaceae

Digitalis grandiflora Mill.
Euphrasia stricta D. Wolff ex J. F. Lehm.
Lathraea squamaria L.
Linaria vulgaris Mill.
Melampyrum nemorosum L.
Odontites vulgaris Moench
Scrophularia nodosa L.
Verbascum lychnitis L.
Veronica arvensis L.
V. incana L.

Verbenaceae

Verbena officinalis L.

Plantaginaceae

Plantago lanceolata L.
P. major L.
P. media L.
P. urvillei Opiz

Lamiaceae

Acinos arvensis (Lam.) Dandy
Ajuga genevensis L.
Ballota nigra L.
Betonica officinalis L.
Clinopodium vulgare L.
Galeobdolon luteum Huds.
Glechoma hederacea L.
G. hirsuta Waldst. et Kit.
Leonurus cardiaca L.
Nepeta pannonica L.
Origanum vulgare L.
Phlomis tuberosa L.

Prunella grandiflora (L.) Scholl.
Salvia illuminata Klok.
S. pratensis L.
Scutellaria altissima L.
Stachys recta L.
S. sylvatica L.
Teucrium chamaedrys L.
Thymus marschallianus Willd.
T. ovatus Mill. (=*T. ucrainicus* (Klok. et Schost.) Klok.)

Campanulaceae

Campanula bononiensis L.
C. persicifolia L.
C. rapunculoides L.
C. sibirica L.
Campanula trachelium L.
Jasione montana L.

Asteraceae

Achillea inundata Kondr.
A. millefolium L.
A. millefolium×*A. pannonica*
A. nobilis L.
A. pannonica Scheele
A. setacea Waldst. et Kit.
Artemisia annua L.
A. campestris L. (=*A. dniproica* Klok.)
A. marschalliana Spreng.
A. vulgaris L.
Arctium lappa L.
Bidens tripartita L.
Centaurea diffusa Lam.
C. marschalliana Spreng.
Cichorium inthybus L.
Cirsium arvense (L.) Scop.
Chondrilla latifolia L.
Crepis biennis L.
Eupatorium cannabinum L.
Erigeron canadensis L.
Helichrysum arenarium (L.) Moench
Hieracium umbellatum L.
Inula britannica L.
I. salicina L.
Lactuca serriola L.
Leucanthemum vulgare Lam.
Matricaria perforata Mérat (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.)
Scorzonera purpurea L.
Senecio vernalis Waldst. et Kit.
S. jacobea L.
Serratula tinctoria L.
Solidago virgaurea L.
Sonchus arvensis L.
Stenactis annua (L.) Nees
Tanacetum vulgare L.
Taraxacum officinale Wigg.
T. serotinum (Waldst. et Kit.) Poir.
Tragopogon major Jacq.
T. melanantherus Klok.
Tussilago farfara L.
Xanthium albinum (Widd.) H. Scholz

Liliaceae

Convallaria majalis L.
Gagea erubescens (Bess.) Schult. et Schult. fil.
G. lutea (L.) Ker-Gawl.
G. minima (L.) Ker-Gawl.
Lilium martagon L.
Scilla bifolia L.
Paris quadrifolia L.
Polygonatum multiflorum (L.) All.
P. odoratum (Mill.) Druce

Alliaceae

Allium podolicum (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib.
A. oleraceum L.
A. sphaerocephalon L.

Amaryllidaceae

Galanthus nivalis L.

Asparagaceae

Asparagus levinae Klok.
A. officinalis L.

Iridaceae

Iris hungarica Waldst. et Kit.

Orchidaceae

Epipactis atrorubens (Hoffm.) Schult.
E. heleborine (L.) Crantz
Neottia nidus-avis (L.) Rich.

Juncaceae

Juncus effusus L.

Cyperaceae

Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.
Carex digitata L.
C. hirta L.
C. nigra (L.) Reichard (=*C. vulgaris* Fries)
C. pilosa Scop.
C. praecox Schreb.
Scirpus lacustris L. (=*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla)
S. sylvaticus L.

Poaceae

Agropyron pectinatum (Bieb.) (Beauv. (=*A. pectiniforme* Roem. et Schult.)
Agrostis stolonifera L. (=*A. stolonizans* Bess. ex Schult. et Schult. fil.)
A. vinealis Schreb. (=*A. syreistschikowii* P. Smirn.)
Apera spica-venti (L.) Beauv.
Arrhenantherum elatus (L.) J. et C. Presl
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv.
Bromopsis benekenii (Lange) Holub (=*Zerna benekenii* (Lange) Lindm.)
B. inermis (Leys.) Holub. (=*Zerna inermis* (Leys.) Lindm.)
Bromus arvensis L.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth
Dactylis glomerata L.
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.
Elytrigia intermedia (Host) Nevski
E. repens (L.) Nevski
Festuca gigantea (L.) Vill.
F. pratensis Huds.
F. rubra L.
F. rupicola Heuff.
F. valesiaca Schleich. ex Gaudin
Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb.
Koeleria cristata (L.) Pers. (=*K. gracilis* Pers.)
Lolium perenne L.
Melica nutans L.
Milium effusum L.
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert
Phleum phleoides (L.) Karst.
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.
Poa angustifolia L.
P. bulbosa L.
P. compressa L.

P. nemoralis L.
P. pratensis L.
P. remota Forsell.
Setaria viridis (L.) Beauv.
Stipa capillata L.

Araceae

Acorus calamus L.

Lemnaceae

Lemna minor L.
L. trisulca L.

Typhaceae

Typha angustifolia L.
T. latifolia L.

Ведущими по числу видов семействами во флоре урочища являются *Asteraceae* — 41, *Poaceae* — 36, *Fabaceae* — 29, *Caryophyllaceae* — 25, *Rosaceae* — 24, *Lamiaceae* — 21, *Ranunculaceae* — 18.

Общее число семейств — 74, родов — 261 и видов — 397. Семейственный и родовой спектры флоры обнаруживают черты, свойственные лесостепной зоне.

Начиная с 1976 г., когда урочище «Лысая гора» было окончательно передано городу, его активно исследуют киевские ботаники (О. Н. Дубовик, Т. Я. Мякушко, В. С. Ткаченко, В. В. Протопопова, Н. Н. Бортняк, В. М. Любченко и др.), сборы которых пополнили гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко.

Размещение в центре крупного промышленного города сравнительно большой территории с растительным покровом, мало подвергавшимся антропогенному воздействию в течение столетия, придает урочищу особый статус, не имеющий аналогов в других столицах и крупных городах Европы. Этот участок лесостепной растительности может служить эталоном для перманентного изучения функционирования экосистемы в условиях интенсивного воздействия технического прогресса на растительный покров.

В связи с этим урочище «Лысая гора» следует объявить заповедным.

Киевский государственный университет,
Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 20 IV 1984.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.3

В. И. Дорофеев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RORIPPA* (*BRASSICACEAE*)

V. I. DOROFEYEV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *RORIPPA* (*BRASSICACEAE*)

Rorippa amphibia (L.) Bess., **2n=16.** Московская обл., 12 км ниже г. Кашира у дер. Воссы, берег малого водоема, левый берег р. Оки, 28 V 1977, Н. А. Спасская;[1] Новгородская обл., Чудовский р-н, ж.-д. ст. Волховмост, правый берег р. Волхов, береговая полоса, 28 VI 1980; Ленинградская обл., ст. Мариенбург, около 200 м восточнее здания дирекции парков, июнь 1980; **2n=32.** Краснодарский край, г. Адлер, совхоз «Южные культуры», окрестности дендропарка, 21 VI 1979.

R. anceps (Wahlenb.) Reichenb., **2n=32.** Новгородская обл., Чудовский р-н, дер. Дубцы, около 300 м по ж.-д. насыпи в сторону р. Волхов, левая сторона полотна, 28 VI 1980.

R. austriaca (Crantz) Bess., **2n=16.** Ленинградская обл.: Сестрорецкий р-н, ж.-д. ст. Белоостров, слева от ж.-д. полотна в сторону Зеленогорска, 22 VI 1980; г. Ломоносов, пр. Юного Ленинца, возле Ворот, обочина дороги со стороны ст. Мартышкино, 1 VII 1980; Краснодарский край, Хоста, тисосамшитовая роща, 18 VI 1979.

R. palustris (L.) Bess., **2n=32.** Вологодская обл.: Вытегорский р-н, пос. Ошта, дорога на пос. Вознесенье, у дороги к лесосплаву на р. Оште, 27 VII 1977; пос. Ошта, берег р. Ошта, 30 VII 1977; Краснодарский край, 15 км выше по р. Мзымте от г. Адлера, 14 VI 1979, Дорофеев, Медведева, Онипко; Ленинградская обл., Выборгский р-н, дер. Волочаевка, у озера напротив пионерского лагеря «Костер», 11 IX 1979.

R. sylvestris (L.) Bess., **2n=32.** Белгородская обл., Борисовский р-н, пос. Борисовка, заболоченные берега р. Ворсклы, 28 VI 1978; Ленинград, Калининский р-н, пр. Науки, газон у кинотеатра «Современник», 3 VII 1980; **2n=40.** Ленинград, Васильевский остров, Менделеевская линия, газон у БАНа, 24 VI 1978; **2n=48.** Краснодарский край, г. Адлер, совхоз «Южные культуры», дендропарк, на газонах, 27 VI 1979.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 IX 1985.

---

[1] Все исследованные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE); сборы образцов, кроме указанных, принадлежат автору.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 (47+57)

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE* КОМИ АССР

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME MEMBERS OF THE *RANUNCULACEAE* FAMILY FROM KOMI ASSR

Aconitum septentrionale Koelle, **2n=16.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры (верхнее течение), устье р. Большой Шайтановки, Лавренко, 1984 г., № Rn 170; [1] там же, бассейн р. Илыч, 25 км к северо-востоку от устья р. Ук-Ю, Сердитов, 1984 г., № Rn 172; Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984, № Rn 171.

Actaea erythrocarpa Fisch., **2n=16.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры, 2 км выше пос. Якша, Лавренко, 1984 г., № Rn 175; Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 176.

Adonis sibirica Patrin ex Ledeb., **2n=16.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры (верхнее течение), 2 км ниже устья р. Елмы (Оуньи), Лавренко, 1984 г., № Rn 173; там же, левый берег р. Сойвы, 2 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, 1984 г., № Rn 174.

Anemonastrum biarmiense (Juz.) Holub, **2n=14.** Троицко-Печорский р-н, бассейн р. Илыч, 25 км к северо-востоку от устья р. Ук-Ю, Сердитов, 1984 г., № Rn 177.

Anemone sylvestris L., **2n=16.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры (верхнее течение), 5 км выше устья р. Кедровки, Собинская, Лавренко, 1984 г., № Rn 178; там же, левый берег р. Сойвы, 2 км ниже пос. Нижняя Омра, Лавренко, 1984 г., № Rn 179.

Anemonoides altaica (C. A. Mey.) Holub, **2n=32.** Троицко-Печорский р-н, остров на р. Печоре (верхнее течение), 14 км к юго-востоку от устья р. Большой Шежим, Лавренко, 1984 г., № Rn 180; там же, 2 км ниже устья р. Большой Порожной, Лавренко, 1984 г., № Rn 181; там же, против устья р. Большой Шежим, Лавренко, 1984 г., № Rn 182; там же, правый берег р. Печоры (верхнее течение), устье р. Большой Шайтановки, Лавренко, 1984 г., № Rn 183; там же, 5 км выше устья р. Кедровки, Собинская, Лавренко, 1984 г., № Rn 184.

Atragene sibirica L., **2n=16.** Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 1 км выше ст. Кожим, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 185; там же, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 186.

Caltha palustris L., **2n=32.** Воркутинский р-н, пос. Цементнозаводский, левый берег р. Воркуты, Лавренко, 1984 г., № Rn 197.

Delphinium elatum L., **2n=32.** Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 193.

Ficaria calthifolia Reichenb., **2n=24.** Троицко-Печорский р-н, остров на р. Печоре (верхнее течение), 5 км выше устья р. Кедровки, Собинская, Лавренко, 1984 г., № Rn 187.

F. verna Huds., **2n=32.** Прилузский р-н, около 2 км к востоку от с. Объячево, Лавренко, 1984 г., № Rn 198.

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz., **2n=16.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры (верхнее течение), устье р. Большая Шайтановка, Лавренко, 1984 г., № Rn 196.

Ranunculus acris L., **2n=14.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры, 2 км выше пос. Якша, Лавренко, 1984 г., № Rn 189; Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 1 км выше ст. Кожим, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 188.

R. borealis Trautv., **2n=14.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Печоры, 2 км выше пос. Якша, Лавренко, 1984 г., № Rn 190; Воркутинский р-н

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

4 км к югу от ст. Полярный Урал, Лавренко, 1984 г., №№ Rn 195, Rn 199; Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 16 км выше устья р. Лимбеко-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 191; там же, 16 км к югу от устья р. Лимбеко-Ю, плато хр. Малды-Нырд, 1200 м над ур. м., Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 192; Троицко-Печорский р-н, бассейн р. Илыч, 25 км к северо-востоку от устья р. Ук-Ю, Сердитов, 1984 г., № Rn 200.

R. polyanthemos L., **2n=16.** Интинский р-н, левый берег р. Кожим, 1 км выше ст. Кожим, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 201.

R. repens L., **2n=32.** Интинский р-н, водораздел рек Кожим и Лемва, 7 км к северо-востоку от устья р. Балбан-Ю, оз. Водэ-ты, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 194.

R. reptans L., **2n=32.** Интинский р-н, водораздел рек Кожим и Лемва, 7 км к северу от устья р. Балбан-Ю, Лавренко, Прилежаев, 1984 г., № Rn 202.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 23 IV 1985.

УДК 576.312.3

Бот. журн., т. 71, № 8

А. М. Гельдиханов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *APIACEAE* ИЗ ТУРКМЕНИИ

A. M. GELDYKHANOV. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE FAMILY *APIACEAE* FROM TURKMENIA

Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm., **2n=18.** Гора Сонгудаг, Гельдиханов, 1983 г., № 320.[1]

Apium graveolens L., **2n=22.** Гора Кюрендаг, Гельдиханов, 1980 г., № 238.

Bunium longipes Freyn subsp. *longipes*, **2n=18.** Гора Кюрендаг, ущелье Зеленая долина, Гельдиханов, 1980 г., № 245.

Caucalis platycarpos L., **2n=20.** Гора Сонгудаг, родник Айджемал, Гельдиханов, 1983 г., № 328.

Cuminum setifolium (Boiss.) K.-Pol., **2n=14.** Бадхыз, Гельдиханов, 1980 г., № 242.

Galagania platipoda (Aitch. et Hemsl.) M. Vassil. et M. Pimen., **2n=22.** Каракалинский р-н, окр. пос. Кызылдип, Гельдиханов, 1980 г., № 240.

Hyalolaena lipskyi (Korov.) M. Pimen. et Kljuykov, **2n=22.** Бадхыз, оз. Еройландуз, Гельдиханов, 1981 г., № 295.

Physocaulis nodosus (L.) Koch, **2n=22.** Каракалинский р-н, ущелье Кара-Су, Гельдиханов, 1980 г., № 239.

Pimpinella peregrina L., **2n=18.** Каракалинский р-н, ущелье Пархай, Гельдиханов, 1983 г., № 321.

Scandix aucheri Boiss., **2n=18.** Центральный Копетдаг, шоссе Фирюза—Ашхабад, Гельдиханов, 1983 г., № 325.

S. stellata Banks et Soland., **2n=20.** Гора Сонгудаг, Гельдиханов, 1983 г., № 324.

Torilis arvensis (Huds.) Link subsp. *arvensis*, **2n=12.** Гора Сонгудаг, Гельдиханов, 1983 г., № 322.

T. leptophylla (L.) Reichenb., **2n=12.** Каракалинский р-н, ущелье Иолдере, Гельдиханов, 1983 г., № 326.

Tordylium maximum L., **2n=20.** Гора Сонгудаг, Гельдиханов, 1983 г., № 327.

Zosima orientalis Hoffm., **2n=10.** 10+4B. Каракалинский р-н, ущелье Пархай, Гельдиханов, 1983 г., № 332.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 4 X 1985.

---

[1] Все исследованные образцы хранятся в Гербарии Института ботаники АН ТССР (ASH).

УДК 576.316.7 : 582(476)

С. А. Дмитриева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ БЕЛОРУССИИ

S. A. DMITRIEVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF VASCULAR PLANTS FROM BYELORUSSIA

Adoxaceae

Adoxa moschatellina L., **2n=36.** Минская обл., Минский р-н, 2 км к северо-западу от дер. Раков, Козловская, Дмитриева, 1979 г., № 67.[1]

Alismataceae

Sagittaria sagittifolia L., **2n=22.** Могилевская обл., Чериковский р-н, Лапичское лесничество, кв. 2, Смоктунович, 1979 г., № 84; Брестская обл., Пинский р-н, окр. дер. Тырвовичи, Дмитриева, 1983 г., № 72.

Amaranthaceae

Amaranthus albus L., **2n=32.** Г. Минск, участок между ст. Минск пассажирский — Масюковщина, Вынаев, Блудов, 1975 г., № 262.

A. blitoides L., **2n=32.** Там же, Блудов, 1975 г., № 256.

A. cruentus L., **2n=32.** Гродненская обл., Мостовский р-н, дер. Левые Мосты, Третьяков, 1981 г., № 556.

A. lividus L., **2n=34.** Могилевская обл., окр. г. Бобруйска, Третьяков, 1979 г., № 487.

A. retroflexus L., **2n=34.** Гомельская обл., Мозырский р-н, окр. пос. Пхов, Вынаев, Блудов, 1975 г., № 324; г. Минск, участок между ст. Минск пассажирский—Масюковщина, Вынаев, Блудов, 1975 г., № 288.

Araceae

Calla palustris L., **2n=72.** Гродненская обл., Щучинский р-н, окр. дер. Первомайская, Семеренко, 1977 г., № 82; Брестская обл.: Кобринский р-н, Повитьевское лесничество, кв. 79, Дмитриева, 1983 г., № 14; Пружанский р-н, восточное побережье оз. Паперня, Дмитриева, 1984 г., № 26.

Aristolochiaceae

Asarum europaeum L., **2n=26.** Гомельская обл., Хойникский р-н, Дубровицкое лесничество, кв. 46, Третьяков, Семеренко, 1984 г., № 32; Брестская обл., государственное заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуща», Переровское лесничество, кв. 619, Третьяков, Семеренко, 1984 г., № 9.

Convolvulaceae

Calystegia sepium (L.) R. Br., **2n=22.** Брестская обл., Лунинецкий р-н, пойма р. Припяти, 14 км к юго-западу от дер. Кожан-Городок, Дмитриева, 1984 г., № 175.

Dipsacaceae

Knautia arvensis (L.) Coult., **2n=40.** Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Щемыслица, Семеренко, 1979 г., № 54.

Succisa pratensis Moench, **2n=20.** Минская обл., Логойский р-н, 3 км к северо-западу от дер. Юрковичи, Козловская, Дмитриева, 1979 г., № 303; 3 км к северу от дер. Околово, Козловская, Дмитриева, 1980 г., № 200.

---

[1] Все исследованные образцы хранятся в Гербарии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР (MSK).

Juncaginaceae

Triglochin palustre L., **2n=24.** Минская обл., Логойский р-н, окр. пгт. Плещеницы, Семеренко, Кудряшева, 1979 г., № 48.

Lythraceae

Peplis portula L., **2n=10.** Минская обл., 2 км к юго-востоку от пгт. Логойск, Дмитриева, Козловская, 1979 г., № 157; Брестская обл., Лунинецкий р-н, окр. дер. Лунин, Дмитриева, 1984 г., № 110.

Malvaceae

Lavatera thuringiaca L., **2n=44.** Гомельская обл., Житковичский р-н, дер. Рычев, Клакоцкая, 1972 г., № 312.

Malva alcea L., **2n=84.** Минская обл.: Минский р-н, окр. дер. Подгай, Дмитриева, Козловская, 1981 г., № 39; Логойский р-н, окр. пгт. Плещеницы, Семеренко, Кудряшева, 1979 г., № 62; Брестская обл., Дрогичинский р-н, окр. дер. Чернеевичи, Дмитриева, 1982 г., № 8.

Onagraceae

Circaea alpina L., **2n=22.** Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Асеевки, Козловская, Дмитриева, 1977 г., № 311.

Epilobium hirsutum L., **2n=36.** Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Подгай, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 303.

E. montanum L., **2n=36.** Гродненская обл., Гродненский р-н, окр. дер. Тарусичи, Блажевич, 1973 г., № 186; Минская обл., Минский р-н, Прилепская лесная дача, Блажевич, 1972 г., № 72; г. Минск, Козловская, 1977 г., № 86; Могилевская обл., Белыничский р-н, окр. дер. Эсьмоны, Смоктунович, 1979 г., № 52.

E. palustre L., **2n=36.** Гродненская обл., Щучинский р-н, окр. дер. Первомайской, Семеренко, 1977 г., № 38.

Oxalidaceae

Oxalis acetosella L., **2n=22.** Брестская обл., Пинский р-н, 2 км к северо-востоку от дер. Тырвовичи, Дмитриева, 1983 г., № 56.

Papaveraceae

Papaver dubium L., **2n≈42.** Брестская обл., Пинский р-н, окр. дер. Тырвовичи, Дмитриева, 1983 г., № 53а.

Primulaceae

Androsace filiformis Retz., **2n=20.** Минская обл., Минский р-н, Прилепская лесная дача, Козловская, 1979 г., № 276.

A. septentrionalis L., **2n=20.** Минская обл., Минский р-н, окр. ж.-д. ст. Асеевки, Козловская, 1975 г., № 8; Брестская обл., 6 км к югу от г. Малорита, Козловская, Булат, 1975 г., № 26.

Lysimachia nummularia L., **2n≈44.** Брестская обл., Пружанский р-н, восточное побережье оз. Паперня, Дмитриева, 1984 г., № 29.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb., **2n=40.** Минская обл., Логойский р-н, 4 км к северо-западу от дер. Кроква, Козловская, Дмитриева, 1979 г., № 166; Витебская обл., Полоцкий р-н, северо-западное побережье оз. Чербомысло, Дмитриева, 1985 г., № 227.

Primula veris L., **2n=24.** Минская обл., Минский р-н, окр. дер. Подгай, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 86; Гродненская обл., Новогрудский р-н, окр. дер. Вселюб, Третьяков, Млынарчик, 1981 г., № 167.

Trientalis europaea L., **2n≈170.** Брестская обл., Кобринский р-н, Повитьевское лесничество, кв. 112, Дмитриева, 1983 г., № 15; Гродненская обл., Слонимский р-н, 3 км к северу от дер. Альбертин, Дмитриева, 1984 г., № 69.

Violaceae

Viola palustris L., **2n=48.** Минская обл., Молодечненский р-н, окр. дер. Шаповалы, Дмитриева, Козловская, 1981 г., № 127.

V. riviniana Reichenb., **2n=40.** Минская обл.: Смолевичский р-н, 4 км к югу от дер. Пекалин, Дмитриева, Козловская, 1980 г., № 147; Молодечненский р-н, окр. дер. Шаповалы, Козловская, Дмитриева, 1981 г., № 287.

Институт экспериментальной ботаники АН БССР,
Минск.

Поступило 10 XII 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01

A. M. Cardona Hernández. The herbaria as indicators of botanical research. — Collectanea Botanica (Barcelona), 1983. Vol. 14, p. 285—290. (**А. М. Кардона Эрнандес. Гербарии как показатели (уровня) ботанических исследований.** 1983).

N. V. GURYEV (*A REVIEW*)

В последние десятилетия ряд наиболее авторитетных отечественных ботаников — И. Т. Васильченко (1965), Е. М. Лавренко, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев (Лавренко и др., 1973; Скворцов, 1977), выступая в печати, говорили о заметном отставании у нас гербарного дела и о настоятельной необходимости коренной реорганизации гербариев в нашей стране. Согласно данным этих ученых, уровень обеспеченности гербариев остался почти неизменным со времен 30-х годов текущего столетия, поэтому настало время «бить тревогу» всем специалистам, заинтересованным в комплексных биологических, палеонтологических и природоохранительных исследованиях. Весьма уместным представляется привлечь внимание ботаников к небольшой статье испанского ботаника A. M. Cardona Hernández.

Накопленные в последние десятилетия данные о гербариях в различных странах мира позволили автору рецензируемой статьи провести статистические исследования и сделать некоторые заключения относительно численности, эффективности и состояния гербариев. Основным источником цифрового материала для Hernández послужило 7-е издание «Index herbariorum» (Holmgren e. a., 1981). Все полученные статистические показатели он сгруппировал в две категории: «абсолютные» и «относительные». Для подсчета относительных показателей он использовал «Geografia del Mundo» (1981) и «Gran enciclopedia Catalana» (1981). Согласно S. Shetler (1969), в распоряжение составителей сводок поступили сведения лишь о части гербарных образцов. Множество частных, небольших публичных гербариев и некоторые крупные публичные гербарии вовсе оказались не зарегистрированными в «Index herbariorum», поэтому все приводимые Hernández абсолютные показатели (обилие гербарных образцов, гербариев, число больших гербариев для каждой страны) не совсем точны. Кроме того, абсолютные показатели благоприятствуют большим государствам. Что касается относительных показателей (число гербарных образцов, приходящихся на 100 жителей, индекс территориальной встречаемости), то они благоприятствуют малым государствам и по-разному «относительны» для государств с различной плотностью населения, условиями климата и т. п. Относительные показатели, на наш взгляд, оказываются более объективными, чем абсолютные.

Мы приведем лишь показатели, относящиеся к СССР и странам, занимающим первые пять и последние места в списке Hernández. Этот автор предлагает также цифры по отдельным штатам США, частям Объединенного Королевства Великобритании и Ирландии и союзным республикам СССР, однако мы укажем только данные о наших союзных республиках. Цифровой материал он приводит в виде цифр с несколькими знаками после запятой; мы оставляем один десятичный знак ввиду явного несоответствия числа знаков после запятой методам подсчета гербарных образцов в учреждениях. Это округление незначительно благоприятствует большим государствам.

Число гербарных образцов в мире, подсчитанное по данным «Index herbariorum», — 234 541 293, из которых 129 024 871 (55 %) находятся в Европе (включая европейские части Турции и СССР) и 59 952 037 (25.6 %) — в Северной Америке (Канада и США).

Наиболее важный абсолютный показатель — зарегистрированное в стране число гербарных образцов: США — 54.4, Франция — 21.8, Великобритания — 17.5, СССР — 16.1, Швеция — 10.0 млн. На последнем месте Испания — 1.5 млн. Государств, имеющих свыше 1 млн. гербарных образцов, 30, они содержат 94.5 % общего мирового числа гербарных образцов.

Другой абсолютный показатель — обилие гербариев. Hernández рассматривает только включенные в «Index herbariorum» гербарии с минимальным фондом 10 000 образцов. 10 и более таких гербариев в следующих государствах: США — 327, СССР — 66, Канада — 57, Великобритания — 46, Бразилия — 32; на последнем месте Бельгия, Нидерланды, Новая Зеландия — по 10.

Последний абсолютный показатель — число больших гербариев (не менее 1 млн. образцов). Таких гербариев в США — 11, во Франции — 4, Великобритании — 4, Швеции — 4, СССР — 3 (LE, KW, TBI) и т. д. Последнее место занимают Бельгия, Финляндия, ГДР, Венгрия, Индия, Индонезия, Италия, Япония, Нидерланды, Норвегия, КНР — 1.

Рассмотрим относительные показатели. Число гербарных образцов, приходящихся на 100 жителей страны; в Швейцарии — 152.8, Швеции — 120.7, Австрии — 83.9, Финляндии — 79.8, Исландии — 77.6, Чехословакии — 42.7, США — 25.6, СССР — 6.2, Японии — 5.0 и т. д., на последнем месте Корея — 0.05. Чехословакия занимает самое высокое положение среди социалистических государств. В союзных республиках СССР: Эстония — 37.4, Грузия — 24.7, Армения — 12.4, Азербайджан — 10.4, Российская Федерация — 6.7, Латвия — 6.2, Туркмения — 5.5, Узбекистан — 4.8, Украина — 4.7, Литва — 4.5, Молдавия — 4.1, Таджикистан — 4.0, Киргизия — 2.9. Казахстан — 2.1, Белоруссия — 0.2.

Еще один относительный показатель — индекс территориальной встречаемости. Он определяется как число гербарных образцов страны, поделенное на ее территорию в квадратных километрах. Этот показатель отражает знание местной флоры (так как, по мнению автора рецензируемой статьи, только в государствах с хорошо изученной местной флорой может быть предпринято изучение флоры других территорий) и уровень ботанических исследований. Однако, как признает сам автор, более совершенный показатель такого рода должен учитывать не только размеры территории, но и такие факторы, как флористическое богатство (представленность обычных видов — Hernández, 1979), представленность в гербарии других флор и т. п. Индекс территориальной встречаемости: Швейцария — 233.0, Нидерланды — 99.1, Бельгия — 97.1, Австрия — 75.3, Великобритания — 71.5, Чехословакия — 50.0, США — 5.8, СССР — 0.72. На последнем месте Замбия — 0.1. Среди социалистических государств этот показатель наиболее высок у Чехословакии. Для союзных республик СССР: Грузия — 17.7, Армения и Эстония — по 12.0, Азербайджан — 6.9, Молдавия — 4.7, Украина — 3.9, Латвия — 2.4, Литва — 2.3, Узбекистан — 1.5, Таджикистан — 1.0, Российская федерация — 0.53, Киргизия — 0.5, Туркмения — 0.3, Белоруссия и Казахстан — по 0.1.

Hernández приводит шкалы, предложенные для обозначения состояния гербарного дела: «очень хорошее», «хорошее», «удовлетворительное» и т. д., однако эти оценки, на наш взгляд, слишком относительны и должны быть различными для разных государств (в соответствии с климатом, зональностью, уровнем благосостояния и т. д.). Вместе с тем подчеркнем необходимость учета доступности гербариев, числа посетителей, штат, оборудование и т. п. Автор рецензируемой статьи, очевидно, осознает все эти обстоятельства, и его статья, вероятно, пробудит интерес ботаников к выработке критериев оценки состояния гербарного дела, а значит и ботаники в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 10, с. 1481—1485. — *Лавренко Е. М., Скворцов А. К., Тахтаджян А. Л. и др.* Гербарии: значение для общества, современное состояние, перспективы. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1973, № 1, с. 5—12. — *Скворцов А. К.* Гербарий: пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с. — *Holmgren P. K., Keuken W., Schofield E. K.* Index herbariorum. 1. The herbaria of the world. Utrecht, 1981. — *Hernandez A. M.* Sur un index de connaissance floristique et son application à la Peninsule Iberique. — Webbia, 1979, vol. 34, N 1, p. 501—505. — *Shetler S. G.* The herbarium past, present, future. — Proc. Biol. Soc. Washington, 1969, vol. 86, p. 687—758.

Н. В. Гурьев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VII 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 (282.243.7)

Бот. журн., т. 71, № 8

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Д. В. Дубына. Государственный заповедник «Дунайские плавни». — Киев: Наук. думка, 1984. 288 с. Т. 1500 экз. Ц. 3 р. 30 к.

V. B. GOLUB. *Yu. R. SHELIAG-SOSONKO, D. V. DUBYNA.* THE STATE RESERVE «DANUBE PLAVNI». 1984

Ученые Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР организовали издание серии книг с монографическим описанием растительности заповедников. Вслед за характеристикой Ялтинского (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1980) и Карадагского (Дидух, Шеляг-Сосонко, 1982) [1] государственных заповедников вышла новая работа, посвященная заповеднику «Дунайские плавни».

В первом разделе книги «Общая характеристика заповедника» (с. 4—7) даются сведения об истории создания заповедника, его географическом положении, краткий обзор флористических и геоботанических исследований, которые велись на территории дельты Дуная.

Второй раздел «Природные условия» (с. 8—15) знакомит читателей с метеорологическими и гидрологическими условиями, геоморфологией, гидрографией, гидрогеологией, гидрохимией и почвами района, в котором находится заповедник.

В третьем разделе «Флора» (с. 16—45), отведенном анализу флоры заповедника, имеются более мелкие подразделы: «Систематическая структура», «Географическая структура», «Биологическая структура», «Экологическая структура», «Ценотическая структура», «Хозяйственная структура». Проводимый авторами анализ очень подробен и делается не только в целом по заповеднику, но и по отдельным его частям и геоморфологическим элементам. Всего на территории заповедника в 14.9 тыс. га было зарегистрировано 563 вида сосудистых растений, относящихся к 80 семействам, 285 родам. Для дельтового ландшафта это довольно богатая флора. Так, ссылаясь на Г. Е. Сафонова (1980), авторы приводят данные о том, что в Астраханском заповеднике в дельте р. Волги на площади, почти в 4 раза большей, число видов растений в 2 раза меньше. Такие различия в богатстве флор Астраханского заповедника и «Дунайских плавней» связаны не столько с большей сформированностью флоры в дельте Дуная, сколько, вероятно, со значительно более мягкими климатическими условиями и несколько большим разнообразием экотопов. В то же время списки ведущих семейств флористических спектров двух сравниваемых заповедников оказались очень сходными.

Географическая структура флоры анализировалась путем сопоставления современных ареалов видов. В основу классификации ареалов было положено ботанико-географическое районирование земного шара Meusel с соавторами (1965). Анализ показал, что в заповеднике преобладают две группы видов: с евроазиатским и европейским типами ареалов. В сумме они составляют 68.4 % от общего числа видов. Установлено 19 (3.4 %) эндемичных видов.

В биоморфологическом отношении во флоре заповедника больше всего травянистых поликарпиков. Авторы обнаружили закономерность: чем выше увлажнение экотопа, тем больше процентная представленность травянистых многолетников. Число деревьев и кустарников в заповеднике невелико — 1.9 %. В спектре жизненных форм по Раункиеру основная доля падает на гемикриптофиты (42.3 %) и терофиты (32.5 %).

---

[1] Библиография, имеющаяся в книге, в списке литературы к рецензии не приводится.

В книге обобщены результаты обширных наблюдений за фенологией. У всех цветковых растений, за исключением 7 видов, наблюдаются регулярное цветение и образование семян. По способу опыления среди видов заповедника на первом месте стоят энтомофилы, на втором — анемофилы.

При анализе экологической структуры флоры констатируется, что ведущими факторами среды являются увлажнение экотопов и засоление почв. В зависимости от отношения к первому фактору все виды заповедника разбиты на четыре группы: мезофилы, гигрофилы, гидрофилы и псаммофилы. Последняя группа включает в себя мезофиты и ксерофиты. Видимо, в данном случае авторы имеют дело не с чистым градиентом увлажнения, а с комплексным фактором: увлажнение—механический состав почвы.

По отношению к засолению почв и донных отложений виды флоры заповедника были объединены в группы: ацидофилы, нейтрофиты, базофилы, галофиты и индифферентные виды. Дополнительно группа галофитов была еще подразделена на эугалофиты, криногалофиты и гликогалофиты. В качестве замечания отметим, что авторам необходимо было указать, на основании каких объективных показателей виды относили к той или иной экологической группе. Проводили ли перед такой экологической классификацией видов градиентный анализ, или были использованы какие-либо уже готовые шкалы?

Анализ ценотипической структуры флоры осуществлялся в соответствии с классификацией фитоценотипов Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1968). Авторы монографии выделяли следующие фитоценотипы: эдификаторы, конфекторы, ассектаторы эдификаторные, ассектаторы конфекторные, адвентивные виды, солитарии.

При оценке возможностей использования флоры для нужд человека авторы вводят понятие «хозяйственная структура», под которой они понимают «. . .количественное соотношение видов, устанавливаемое в зависимости от их признаков и свойств, имеющих народнохозяйственное значение» (с. 41). В этом отношении флора заповедника особенно богата видами, представляющими интерес как кормовые, лекарственные и декоративные.

В четвертом разделе монографии «Растительность» (с. 46—147) рассматриваются формирование фитоценозов заповедника, их классификация и динамика. Касаясь этого раздела, следует заметить, что, как показывают публикации последних лет, украинские геоботаники с одинаковым успехом пользуются и эколого-физиономической доминантной классификацией, и флористической, отражающей направление Браун-Бланке (Дубына, 1981; Шеляг-Сосонко, Дубына, 1981). В данном случае авторы рецензируемой книги сочли целесообразным использовать эколого-физиономические критерии классификации, которые на примере лугов были разработаны А. П. Шенниковым (1935). Классификационная схема заповедника включает 6 типов растительности: лесную, кустарниковую, луговую, болотную, галофитную, водную. Кроме того, на уровне типа была сформирована группа сообществ зарастающих песков. Внутри типов выделены 10 классов формаций, 19 групп формаций, 71 формация. О значительном разнообразии растительного покрова заповедника красноречивее всего говорит число установленных ассоциаций. В лесном типе растительности их было 7, кустарниковом — 13, луговом — 9, болотном — 11, галофитном — 49, водном — 85. Всего, не считая группировок зарастающих песков, в заповеднике было отмечено 173 ассоциации. Из них почти половина принадлежит водным сообществам. Кстати, большой «удельный вес» в растительном покрове заповедника водных фитоценозов, видимо, и остановил выбор авторов на доминантных критериях классификации, поскольку и во флористических построениях, касающихся водных сообществ, выделение низших синтаксономических единиц (ассоциаций) в основном также ведется по доминантам (Matuszkiewicz, 1981; Hejny, 1981).

Для иллюстрации закономерностей пространственного размещения растительных сообществ в книге приводятся эколого-ценотические профили и подробные геоботанические карты для отдельных островов заповедника. Следует заметить, что информативность карт растительности возросла бы, если бы они сопровождались условными обозначениями.

Один из наиболее интересных подразделов книги отведен рассмотрению динамики растительности. Характеризуются сезонные, флуктуационные и сукцессионные изменения растительных сообществ. Среди сукцессий детальнее всего разбираются экзодинамические смены. Представлены ряды смен сообществ в результате опреснения водоемов, снижения уровня воды в них, понижения уровня грунтовых вод. Анализ этих смен делается отдельно для водного, болотного, лугового и галофитного типов растительности. Подчеркивается, что в более широких масштабах в настоящее время идут в заповеднике смены, вызванные антропогенными воздействиями. Заповедник существует недавно, и поэтому еще велико влияние проводившихся ранее выжиганий растительности, выкашивания травостоев, выпаса скота, прокладки каналов, создания искусственных насаждений, распашки. Часть этих мероприятий осуществляется и после организации заповедника. Значительно более сильные воздействия на растительный покров оказывают снижение водного стока Килийского рукава Дуная и эвтрофирование водоемов, ведущие к ксерофитизации, галофитизации, снижению видового разнообразия и деградации растительных сообществ.

Пятый раздел книги «Актуальные вопросы охраны растительного мира» (с. 148—156) очень логично связан с содержанием предшествующего подраздела. В нем указывается, что современная территория заповедника недостаточно репрезентативно представляет ландшафты низовий Дуная и к тому же мала для того, чтобы обеспечить оптимальное функционирование экосистем заповедника. Убедительно доказывается необходимость расширения границ охраняемых территорий и демонстрируется карта проектируемого расширенного заповедника, причем режим абсолютной заповедности предлагается ввести не более чем на $^1/_3$ территории заповедника, остальная его часть должна войти в охранную зону, где будет проводиться регламентированное сенокошение один раз в 5—10 лет. В перспективе авторы считают целесообразным организацию Дунайского биосферного заповедника, куда должны быть включены все водные и водно-болотные участки Килийского рукава Дуная, находящиеся на территории СССР, а также дополнительные прибрежные участки плавней Причерноморья.

Значительный и пожалуй ценнейший раздел монографии «Конспект флоры заповедника» (с. 157—277), включивший описание всех дикорастущих и одичавших видов, обнаруженных авторами. Во всех будущих ревизиях флоры заповедника конспект будет служить основой для сопоставлений и анализов. Для каждого вида в этом разделе указаны основные экотопы, принадлежность к той или иной экологической группе по условиям увлажнения и засоления почвы, популяционный фитоценотип, жизненная форма, биология по способу опыления и распространения семенных зачатков, тип ареала, частота встречаемости, распространение по площади заповедника, хозяйственное значение. Представление о наиболее редких видах можно получить по черно-белым рисункам.

Нельзя обойти вниманием также хорошее полиграфическое исполнение книги и удачно подобранные цветные иллюстрации — фотографии отдельных видов и фрагментов растительных сообществ, что редко можно увидеть в нашей геоботанической и флористической литературе.

В заключение можно сказать, что книга не лишена отдельных недостатков. Например, текстовое описание состава растительных сообществ: страницы, заполненные множеством латинских названий видов вперемежку с русскими словами, воспринимаются тяжело. Следовало бы шире использовать табличную форму характеристики фитоценозов. Однако в целом книга получилась очень хорошей и полезной. Каждому нашему заповеднику нужно иметь полную сводку его флоры и растительности. И примером такой сводки-обобщения может служить монография «Государственный заповедник „Дунайские плавни"».

ЛИТЕРАТУРА

Дидух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Карадагский государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1982. 150 с. — *Дубына Д. В.* Классификация сообществ свободноплавающих видов водоемов УССР на флористической основе. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности: Тез. докл. VI Всес. совещ. по классификации растительности (Уфа, сентябрь, 1981). Уфа, 1981, с. 94—95. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дубына Д. В.* Сравнение синтаксонов высшей водной растительности эколого-ценотической и флористической классификации. — В кн.: Флористические критерии при классификации растительности: Тез. докл. VI Всес. совещ. по классификации растительности (Уфа, сентябрь, 1981). Уфа, 1981, с. 37—38. — *Шенников А. П.* Принципы ботанической классификации лугов. — Сов. бот., 1935, № 5, с. 35—49. — *Hejny S.* Klasifikace vodnich a bažinných společenstev makrofyt v Československu. — Zpravy Československé botanické společnosti při ČSAV. Praha, 1981, vol. 16, N 2, S. 71—87. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa: Państwowe Wydawnicio Naukowe, 1981. 298 s.

В. Б. Голуб.

Астраханский государственный
педагогический институт.

Получено 4 VI 1985.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР ОБЪЯВЛЯЕТ В 1987 г. КОНКУРС НА СОИСКАНИЕ ПРЕМИИ им. В. Л. КОМАРОВА

Премия имени В. Л. Комарова (в размере 2000 руб) присуждается один раз в 3 года в знаменательную дату 13 октября — в день рождения академика В. Л. Комарова — советским ученым за лучшие работы в области ботаники, систематики, анатомии и морфологии растений, ботанической географии и палеоботаники.

Срок представления работ — до 13 июля 1987 г.

В общих положениях о присуждении премий АН СССР отмечается нижеследующее:

Премии присуждаются за отдельные лучшие научные работы, открытия, изобретения, а также за серии научных работ по единой тематике; на соискание премий могут быть представлены работы, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Право выдвижения кандидатов на соискание золотых медалей и премий представляется:

академикам и членам-корреспондентам АН СССР и академий наук союзных республик;

научным учреждениям, высшим учебным заведениям;

научным и инженерно-техническим обществам;

научно-техническим советам государственных комитетов, министерств, ведомств; техническим советам промышленных предприятий; конструкторским бюро;

научным советам АН СССР и других ведомств по важнейшим проблемам науки.

При выдвижении кандидата на соискание премии необходимо не позднее чем за три месяца до даты присуждения, т. е. **до 13 июля 1987 г.**, представить в АН СССР (117901, ГСП, Москва В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью **«На соискание премии им. В. Л. Комарова»**:

а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы, ее значение для развития науки и народного хозяйства;

б) опубликованную научную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3 экземплярах;

в) сведения об авторе (перечень основных научных работ, открытий, изобретений, место работы и занимаемая должность, домашний адрес).

Работы, удостоенные Ленинской премии, Государственной премии СССР, а также именных премий академий наук союзных республик и отраслевых академий, на соискание премии им. В. Л. Комарова не принимаются.

Решения Президиума АН СССР о присуждении премии публикуются в «Вестнике АН СССР» и в «Известиях АН СССР», серия биологическая. Диплом о присуждении премии вручается на годичном общем собрании АН СССР (первая декада марта 1988 г.).

Председатель экспертной комиссии
по премии имени В. Л. Комарова
академик
Е. М. Лавренко

Ученый секретарь комиссии
З. В. Карамышева

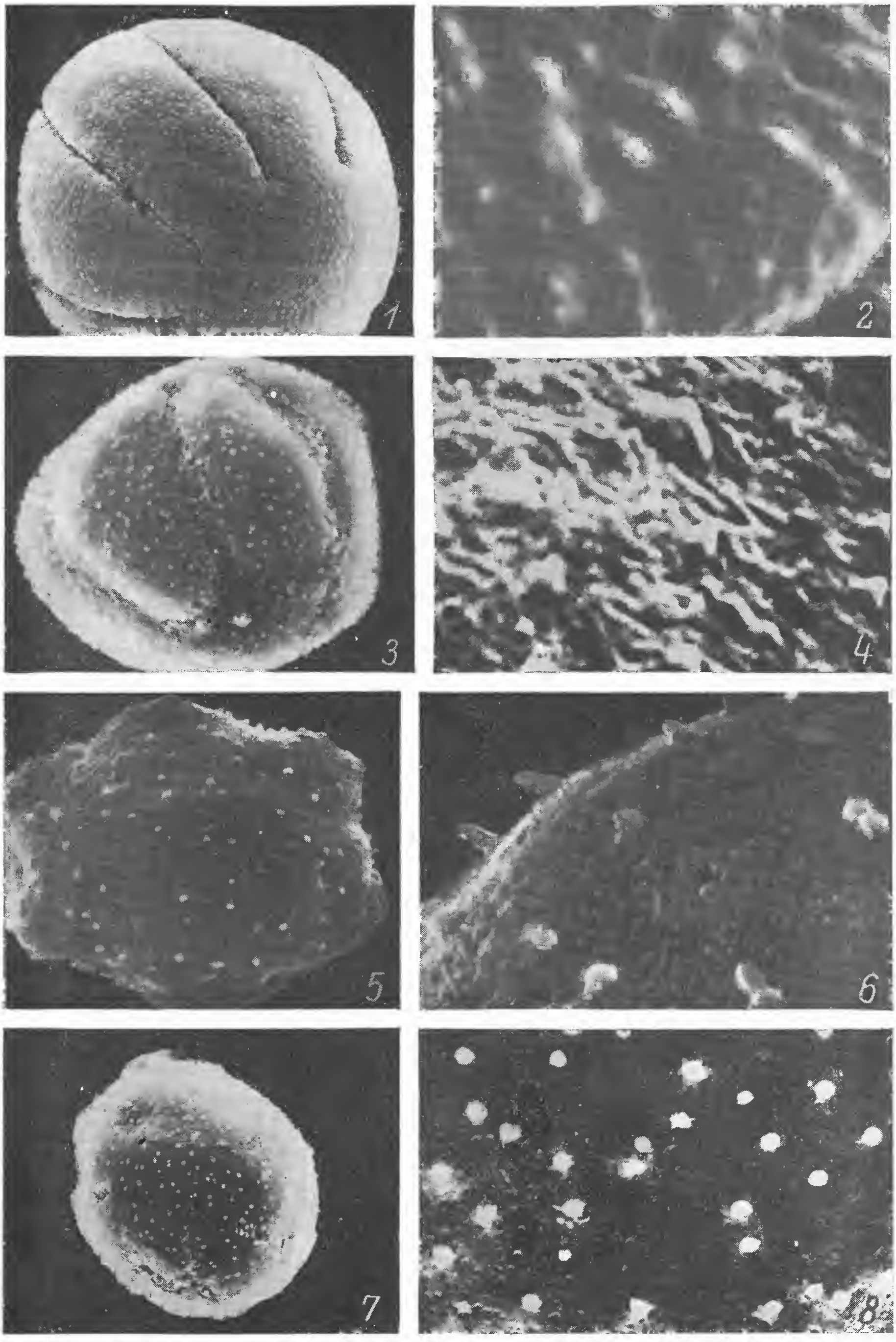


Таблица I. Пыльцевые зерна бороздных типов.

1, 2 — *Cyananthus formosus*; *3, 4* — *Codonopsis ovata*; *5, 6* — *Ostrowskia magnifica*; *7, 8* — *Leptocodon gracilis*. Увел.: *1* — 2500; *2, 4* — 10 000; *3* — 2000; *5* — 800; *6* — 3000; *7* — 1500; *8* — 7500.

К с. 1006.

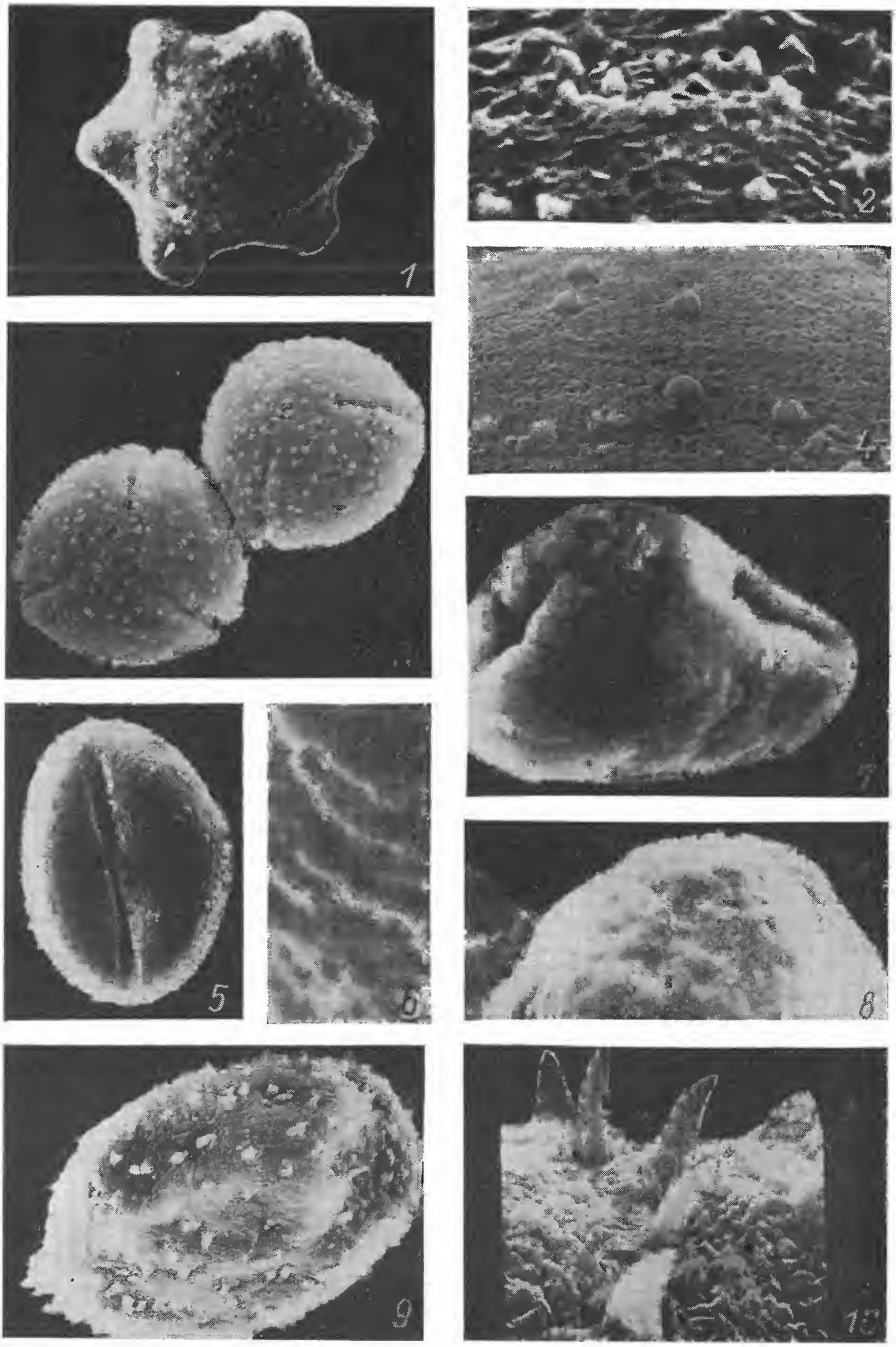


Таблица II. Пыльцевые зерна бороздно-поровых и бороздно-оровых типов.

1, *2* — *Platycodon grandiflorus*; *3*, *4* — *Canarina canariensis*; *5*, *6* — *Sphenoclea zeylanica*; *7*, *8* — *Pentaphragma aurantiaca*; *9*, *10* — *Campanumoea parviflora*. Увел.: *1* — 2000; *2* — 10 000; *3* — 800; *4* — 5000; *5* — 3300; *6*, *8* — 15 000; *7* — 2200; *9* — 1300; *10* — 7500.

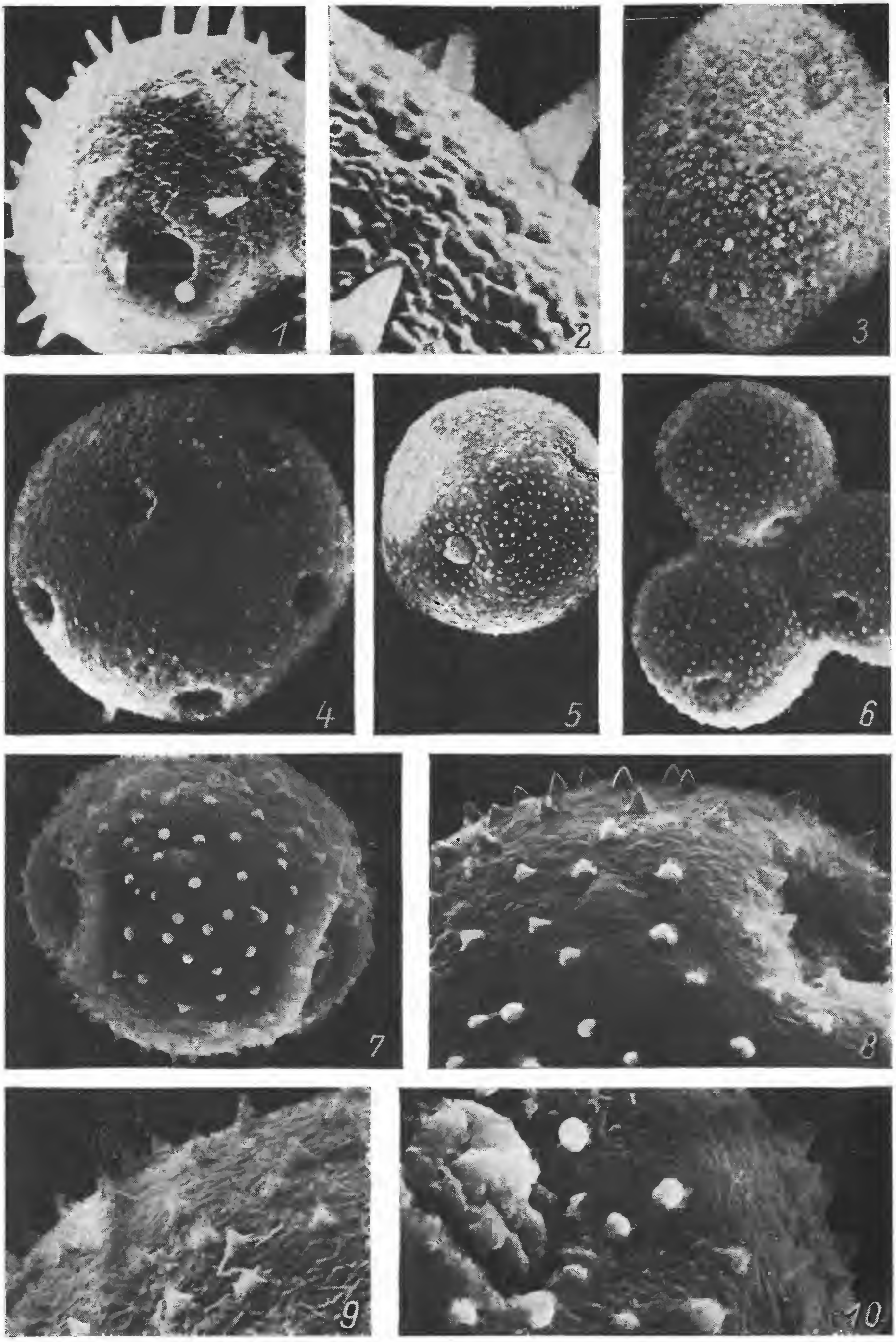


Таблица III. Пыльцевые зерна поровых типов.

1, 2 — *Campanula mirabilis*; *3* — *Roella ciliata*; *4* — *Campanulastrum americanus*; *5* — *Peracarpa circioides*; *6* — *Campanula radula*; *7, 8* — *Tracheliopsis tubulosa*; *9* — *Azorina vidalii*; *10* — *Merciera aurea*. Увел.: *1* — 220; *2, 10* — 10 000; *3* — 500; *4* — 1500; *5, 6* — 1200; *7* — 2200; *8, 9* — 5000.

К с. 1007

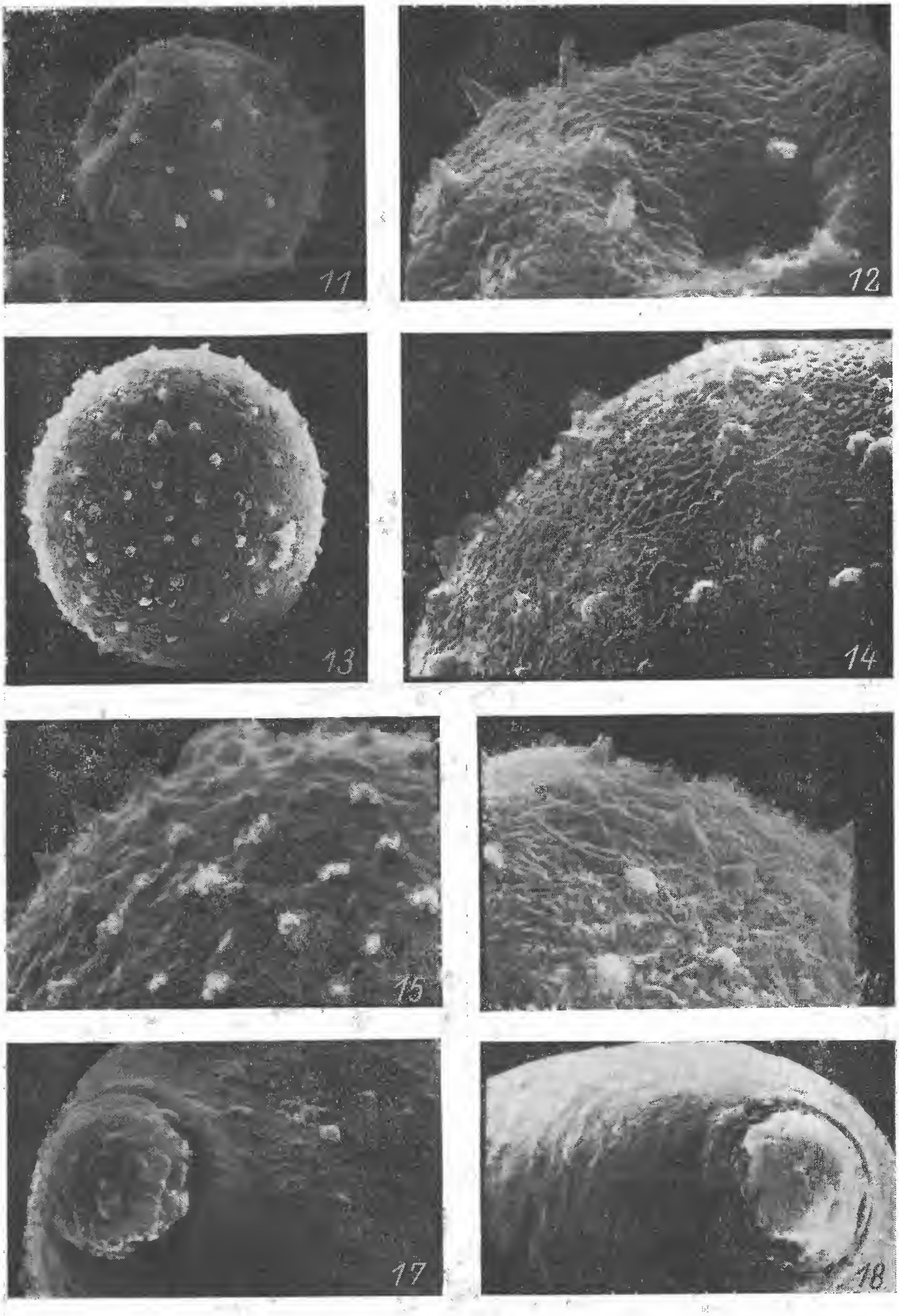
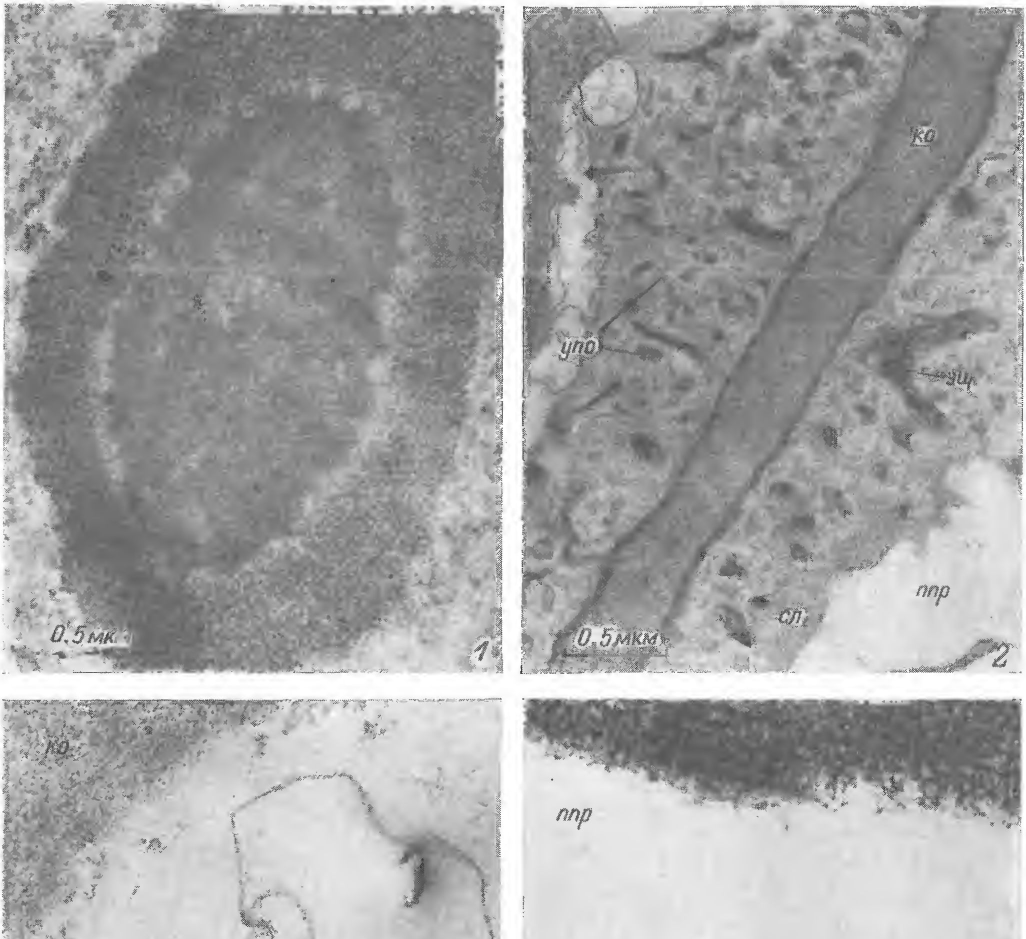


Таблица III (*продолжение*).

11, *12* — *Michauxia laevigata*; *13*, *14* — *Musschia wollastoni*; *15* — *Jasionella bulgarica*; *16* — *Petromarula pinnata*; *17* — *Rhigiophyllum squarrosum*; *18* — *Siphocodon spartioides*. Увел.: *11*, *13* — 1100; *12* — 3600; *14–16* — 5000; *17*, *18* — 1200.

К ст. А. Е. Васильева, Л. Е. Муравник, с. 1053



Таблица

1 — ядрышко секреторной клетки зрелой пищеварительной железки; *2* — слизистый слой вдоль антиклинальной стенки секреторной клетки зрелой пищеварительной железки; *3* — экзоцитоз вакуоли (*стрелками* ограничено место будущего слияния вакуоли со слизистым слоем); *4* — окаймленные пузырьки у плазмалеммы секреторной клетки на промежуточной стадии специализации (левый пузырек на начальном этапе экзоцитоза). *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль, *ко* — клеточная оболочка, *пл* — плазмалемма, *ппр* — периплазматическое пространство, *сл* — слизь, *слс* — слизистый слой, *т* — тонопласт, *упо* — уплотнения-протуберанцы оболочки, *эц* — эвагинация цитоплазмы.

К с. 1055

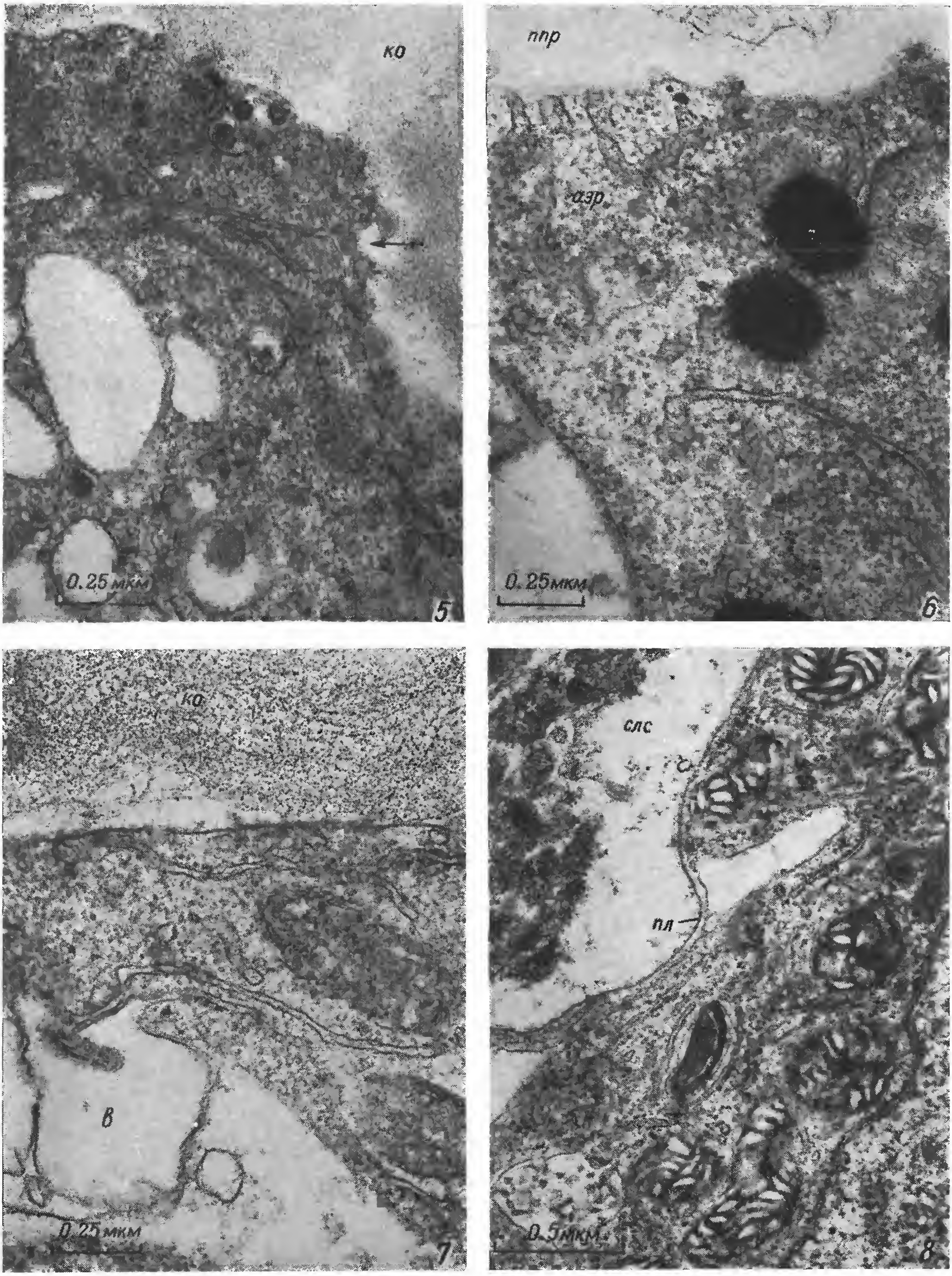


Таблица (*продолжение*)

5 — анастомоз (*стрелка*) мембран ретикулярной цистерны с плазмалеммой секреторной клетки на промежуточной стадии специализации; 6 — контакт трубочек агранулярного эндоплазматического ретикулума с плазмалеммой; 7 — переход цистерн эндоплазматического ретикулума в вакуоль в секреторной клетке в начале специализации железки; 8 — фрагмент цитоплазмы секреторной клетки зрелой железки.

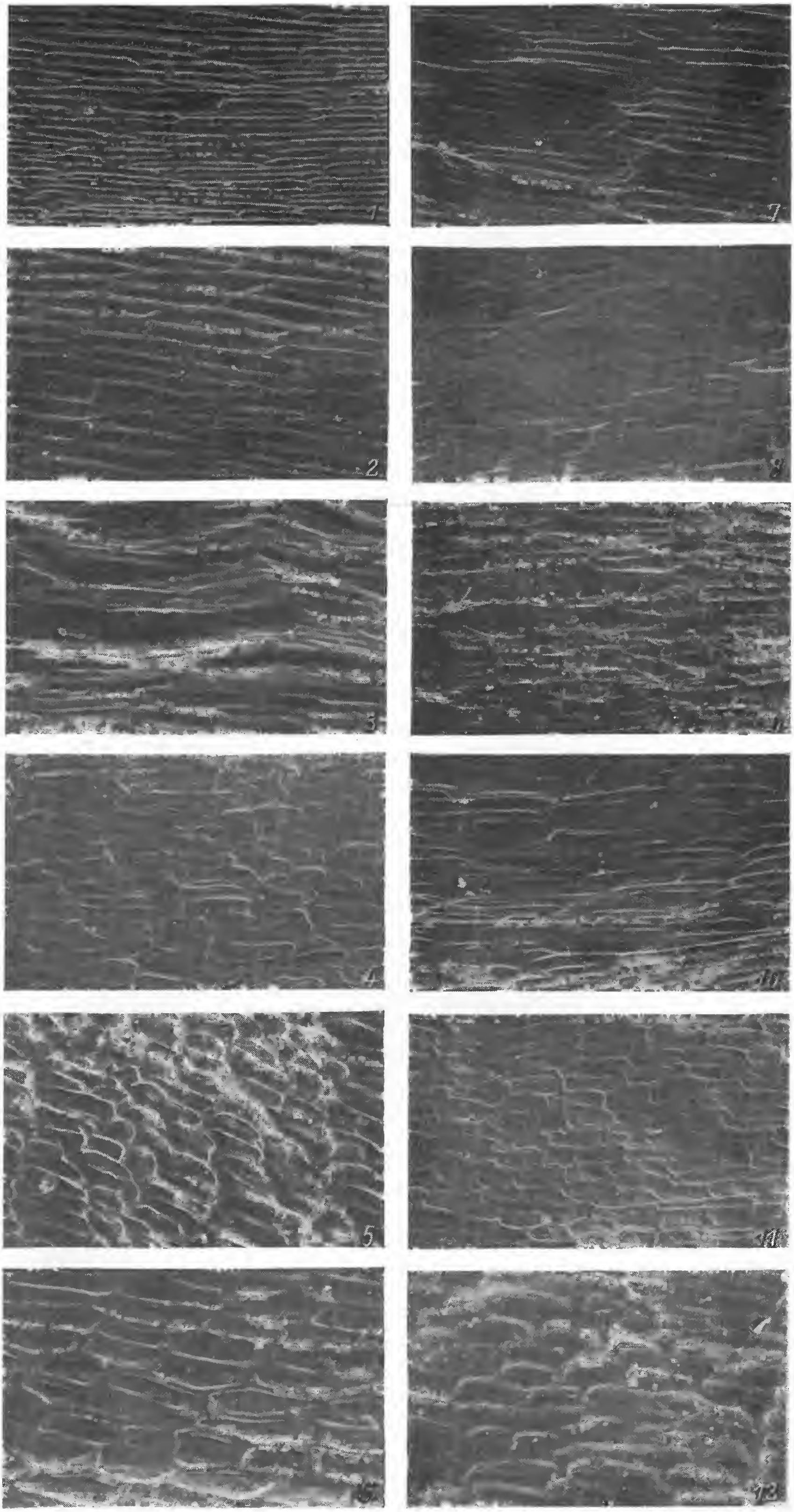


Таблица. Структура поверхности эпидермы костянки (×300).

1—6 — подрод *Sparganium* (*1* — *S. neglectum*, *2* — *S. microcarpum*, *3* — *S. japonicum*, *4* — *S. stenophyllum*, *5* — *S. erectum*, *6* — *S. stoloniferum*); *7—12* — подрод *Xanthosparganium* (*7* — *S. emersum*, *8* — *S. glomeratum*, *9* — *S. hyperboreum*, *10* — *S. angustifolium*, *11* — *S. gramineum*, *12* — *S. minimum*).

К ст. Г. М. Воскобойникова и др., с. 1105

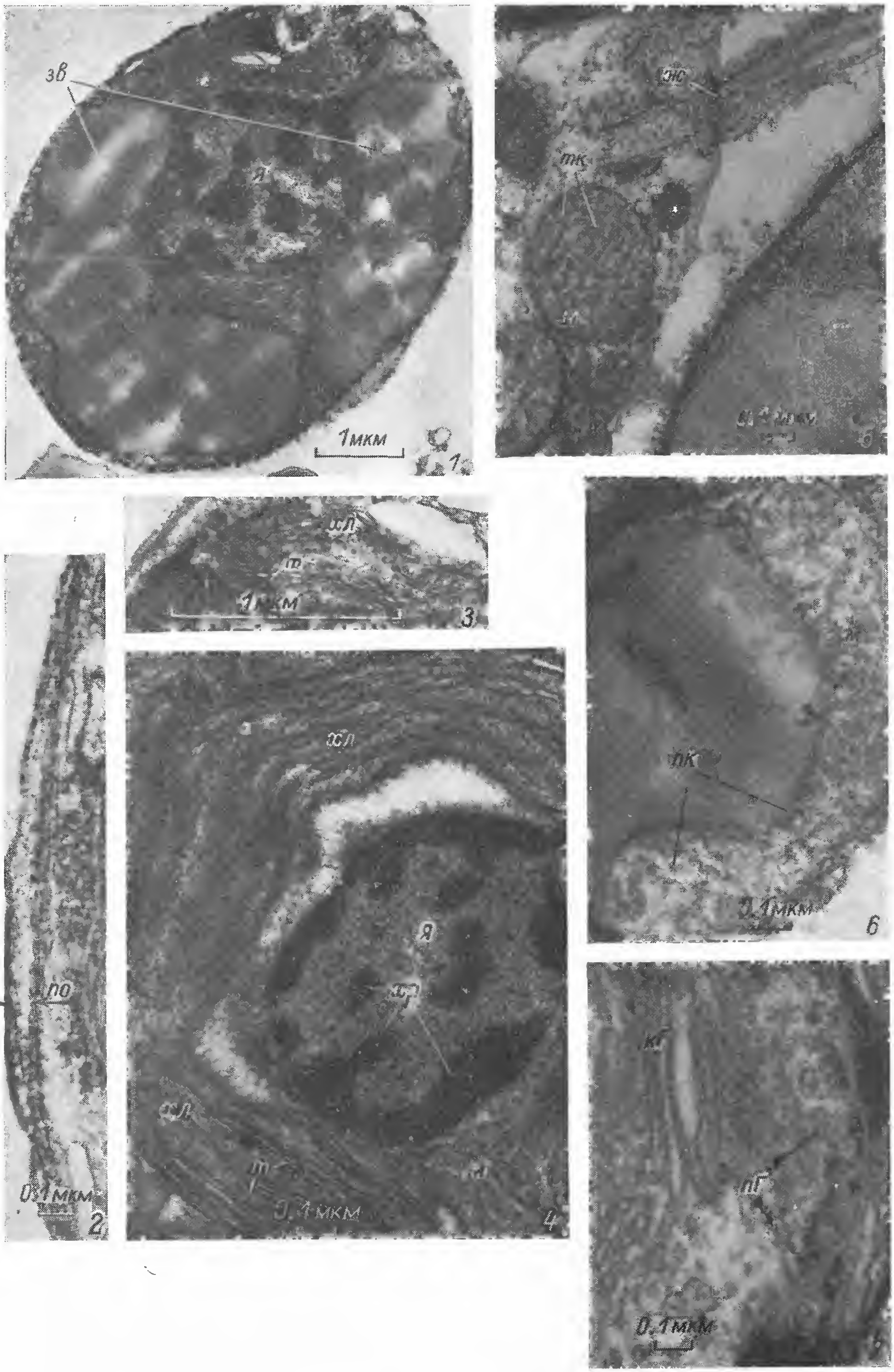


Таблица. Фрагменты зооспор.

я — ядро, *хр* — хроматин, *по* — покров-оболочка, *хл* — хлоропласт, *т* — тилакоид, *м* — митохондрия, *пк* — пластинчатые кристы, *тк* — трубчатые кристы, *кг* — комплекс Гольджи, *пг* — пузырьки Гольджи, *зв* — запасное вещество, *ж* — жгутик.

CONTENTS

Page

Avetisjan E. M. Palynomorphology of the families *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* and *Pentaphragmataceae* 1003

Aschurmetov A. A. The development of the generative structures in the species of the genus *Glycyrrhiza* (*Fabaceae*) 1011

Kurkin K. A., Goryagin A. A., Dergunov A. I., Gerus I. V. Ordination of the vegetation of flood plain meadows according to the flooding factor and indication of degrees of flooding by the vegetation 1023

Karpisonova R. A. A comparative floristic characterization of the herbaceous cover of the USSR and the USA broad-leaved forests 1035

COMMUNICATIONS 1043

Udra I. F. On the reconstruction of the succession of the vegetational cover in the Quaternary. (1043). — **Vassilyev A. E., Muravnik L. E.** Ultrastructural changes in the unstimulated digestive glands of *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) in relation to secretion. (1050). — **Malychenko E. V. Lotova L. I.** Bark anatomy of the species of the genus *Salix* (*Salicaceae*) from the middle zone of the Europaean part of the USSR. (1060). — **Ledyaikina N. A., Voznesensky V. L., Lukyanova L. M.** CO_2-gas-exchange components of tundra plants at various temperatures. (1067). — **Zubkova I. G., Shabes L. K.** A contribution to the anatomo-carpological characterization of the genus *Sparganium* (*Typhaceae*). (1073).— **Sidorsky A. G., Baranov S. V., Bulgachev A. N., Yemelyanov A. A.** Sex structure characteristics of the inflorescences of *Sagittaria sagiittfolia* (*Alismataceae*) in the populations of some Dnieper basin rivers as compared to those of the Volga-Oka basin rivers. (1076). — **Razzhivin V. Yu.** The effect of soil reaction upon the plant distribution on snowbed plant communities of the southeasternmost Chukotsk peninsula. (1088). — **Zhilyaev G. G.** Phenological heterogeneity of *Soldanella hungarica* (*Primulaceae*) in the plant communities of Chernogora mountain. (1097). — **Trifonova V. I., Zemskova E. A.** On the karyotype of *Aconitella barbata* (*Ranunculaceae*) (1102). — **Voskoboinikov G. M., Maltsev V. N., Agoyeva N. O.** Zoospore ultrastructure in *Laminaria japonica* (*Laminariaceae*). (1105).

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1109

Alexeev E. B. New narrow-leaved *Festuca* (*Poaceae*) members from Tropical and South Africa. (1109). — **Nguyen Huu Hien, Yakovlev G. P.** Some new taxa of the genera *Adinandra* and *Anneslea* (*Theaceae*) from Vietnam. (1118). — **Samutina M. L.** A new species of the genus *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) from China. (1120). — **Miniaev N. A., Ivanenko Yu. A.** On *Diphasiastrum montellii* (*Lycopodiaceae*). (1122). — **Serov V. P.** A new species of the genus *Atragene* (*Ranunculaceae*) from Songoria. (1127).

FLORISTIC FINDINGS 1130

Ignatov M. S. A supplement to the adventive flora of the Far East. (1130). — **Radzi A. D.** New and rare plants in the flora of Daghestan. (1134).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 1136

Chopik V. I., Krasnova A. N., Kuzmichev A. I. The standart of spontaneous flora of urbanized territories — «Lysaya Gora» wood in Kiev. (1136).

CHROMOSOME NUMBERS 1142

Dorofeyev V. I. Chromosome numbers in some species of the genus *Rorippa* (*Brassicaceae*). (1142). — **Lavrenko A. N., Serditov N. P.** Chromosome numbers in some members of the *Ranunculaceae* family from Komi ASSR. (1143). — **Geldykhanov A. M.** Chromosome numbers in some species of the family *Apiaceae* from Turkmenia. (1144). — **Dmitrieva S. A.** Chromosome numbers in some species of vascular plants from Byelorussia. (1145).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1148

Guryev N. V. *A. M. Cardona Hernández.* The herbaria as indicators of botanical research. 1983. (1148). — **Golub V. B.** *Yu. R. Sheliag-Sosonko, D. V. Dubyna.* The State reserve «Danube plavni». 1984. (1150).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Аветисян Е. М. Палиноморфология семейств *Campanulaceae*, *Sphenocleaceae* и *Pentaphragmataceae* 1003

Ашурметов А. А. Развитие генеративных структур у видов рода *Glycyrrhiza* (*Fabaceae*) 1011

Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В. Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности 1023

Карписонова Р. А. Сравнительная флористическая характеристика травяного покрова широколиственных лесов СССР и США 1035

СООБЩЕНИЯ 1043

Удра И. Ф. О восстановлении смен растительного покрова в четвертичном периоде. (1043). — **Васильев А. Е., Муравник Л. Е.** Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией. (1050). — **Малыченко Е. В., Лотова Л. И.** Анатомия коры видов рода *Salix* (*Salicaceae*) средней полосы европейской части СССР. (1060). — **Ледяйкина Н. А., Вознесенский В. Л., Лукьянова Л. М.** Составляющие CO_2-газообмена тундровых растений в условиях различной температуры. (1067). — **Зубкова И. Г., Шабес Л. К.** К уточнению анатомо-карпологической характеристики рода *Sparganium* (*Typhaceae*) (1073). — **Сидорский А. Г., Баранов С. В., Булгачев А. Н., Емельянов А. А.** Характеристика половой структуры соцветий *Sagittaria sagittifolia* (*Alismataceae*) в популяциях некоторых рек бассейна Днепра по сравнению с популяциями рек Волжско-Окского бассейна. (1076). — **Разживин В. Ю.** Влияние реакции почвы на распределение растений в нивальных сообществах на юго-востоке Чукотского полуострова. (1088). — **Жиляев Г. Г.** Фенологическая неоднородность *Soldanella hungarica* (*Primulaceae*) в растительных сообществах Черногоры. (1097). — **Трифонова В. И., Земскова Е. А.** О кариотипе *Aconitella barbata* (*Ranunculaceae*) (1102). — **Воскобойников Г. М., Мальцев В. Н., Агоева Н. О.** Ультраструктура зооспор *Laminaria japonica* (*Laminariaceae*) (1105).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1109

Алексеев Е. Б. Новые узколистные овсяницы (*Festuca*, *Poaceae*) тропической и южной Африки. (1109). — **Нгуен Хыу Хьен, Яковлев Г. П.** Новые таксоны родов *Adinandra* и *Anneslea* (*Theaceae*) из Вьетнама. (1118). — **Самутина М. Л.** Новый вид рода *Sambucus* (*Caprifoliaceae*) из Китая. (1120). — **Миняев Н. А., Иваненко Ю. А.** О *Diphasiastrum montellii* (*Lycopodiaceae*) (1122). — **Серов В. П.** Новый вид рода *Atragene* (*Ranunculaceae*) из Джунгарии. (1127).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 1130

Игнатов М. С. Дополнение к адвентивной флоре Дальнего Востока. (1130). — **Раджи А. Д.** Новые и редкие растения флоры Дагестана. (1134).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1136

Чопик В. И., Краснова А. Н., Кузьмичев А. И. Эталон дикорастущей флоры урбанизированных территорий — урочище «Лысая гора» в г. Киеве. (1136).

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 1142

Дорофеев В. И. Числа хромосом некоторых видов рода *Rorippa* (*Brassicaceae*). (1142). — **Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.** Числа хромосом некоторых представителей семейства *Ranunculaceae* Коми АССР. (1143). — **Гельдиханов А. М.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Apiaceae* из Туркмении. (1144). — **Дмитриева С. А.** Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений из Белоруссии. (1145).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1148

Гурьев Н. В. *А. М. Кардона Эрнандес.* Гербарии как показатели (уровня) ботанических исследований. 1983. (1148). — **Голуб В. Б.** *Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Д. В. Дубына.* Государственный заповедник «Дунайские плавни». 1984. (1150).

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 8, 1003—1154